

Проф. Б. П. ХВАТОВ

**СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ
САМОК ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ**

КРЫМИЗДАТ
1955

91

gп 47069

Крымский медицинский институт им. И. В. Сталина

Проф. Б. П. ХВАТОВ

СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ
САМОК ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Под общей редакцией
проф. В. В. Бобина

35841



К Р Ы М И З Д А Т
Симферополь • 1955

83054 118

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	3
Общие данные о развитии и строении половой системы самок . .	5
Функциональные изменения половой системы	23
Методы морфологического исследования половой системы сельскохозяйственных животных	30
О строении и функциональных изменениях полового аппарата свиньи	33
Половая система эмбрионов и поросят до периода половой зрелости	33
Половая система взрослых свиней	37
Изменения в половом аппарате свиньи во время беременности	71
О строении и функциональных изменениях полового аппарата коров	84
Половая система эмбрионов и телят до периода половой зрелости	84
Половая система взрослых коров	88
Изменения в яичниках коров при беременности	123
О строении и функциональных изменениях полового аппарата овец	131
Особенности строения полового аппарата лошади	141
Особенности строения яичников домашних хищных (кошки, собаки)	148
Особенности строения полового аппарата грызунов	152
Заключение	162
Литература	172

ВВЕДЕНИЕ

Размножение домашних животных регулируется хозяйственными мероприятиями. Молодняк допускается к спариванию или искусственному осеменению при достижении не только половой, но и общей зрелости. Осеменение взрослых животных проходит по определенному плану с учетом выхода молодняка в благоприятные периоды его содержания и воспитания. Часть поголовья идет на откорм. Эти мероприятия можно рассматривать как управление процессом размножения сельскохозяйственных животных.

Продуктивность хозяйства теснейшим образом связана с этим управлением. Одновременно нужно отметить, что многое еще не учитывается правилами зоотехнии и остается невыясненным.

Уже в эмбриональном периоде, а также в периоде роста и созревания организма внешние условия и особенно содержание животных оказывают огромное влияние на формирование всего организма, на развитие половой системы и на проявление половых рефлексов.

Ненормальные условия содержания молодняка, недостаточное и неполноценное питание, а также перекорм влекут за собой аномалии развития всего организма и в дальнейшем отражаются на плодовитости животного.

Эти же условия резко отражаются на половой функции взрослых животных. Голодание вызывает атрофические изменения в половой системе, которые зачастую носят стойкий характер, вызывают бесплодие или уменьшают плодовитость животных. Уже недостаточность питания сказывается на половых рефлексах — снижается проявление охоты. Это ярко выявляется при содержании овец в различных условиях.

Вместе с тем, как показал опыт передовиков сельского хозяйства, путем улучшения условий содержания животных можно добиться у них высокой половой продуктивности.

Важнейшие мероприятия в области разведения сельскохозяйственных животных основываются на данных физиологии.

Однако практики часто встречаются с рядом неясностей в физиологических отправлениях половой системы, функция которой может быть правильно понята при наличии достаточно полных морфологических сведений.

Поэтому цель нашей книги — дать по возможности в развернутом виде картину микроскопического строения половой системы самок домашних животных во время развития и в различные функциональные периоды.

Наше исследование проведено на сельскохозяйственных животных, но для выяснения ряда вопросов, касающихся структуры и функциональных изменений половой системы, были использованы и другие объекты, главным образом лабораторные животные. Это позволило нам несколько расширить рамки исследования и сделать общие выводы на основе сравнительно-гистологических данных.

В основном наша книга включает и обобщает собственные наблюдения, проведенные в течение последних 20 лет. Вместе с тем, мы использовали литературные данные основных работ о половой системе животных.

В начале книги дан краткий общий очерк о строении и функциональных изменениях половой системы, который является вводной главой к основным наблюдениям.

ОБЩИЕ ДАННЫЕ О РАЗВИТИИ И СТРОЕНИИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК

В истории изучения женской половой системы надо считать основным открытие русского академика К. М. Бэра, впервые описавшего яйцо млекопитающего. Бэр обнаружил яйца в трубах и яичниках собаки, а затем у коров, овец, кроликов и других животных. Он впервые описал тонкое строение фолликулов в яичниках и образование из внутренней стенки фолликула желтого тела. Бэр описал также ранние стадии развития позвоночных животных и применил в эмбриологии сравнительный метод изучения.

Дальнейшие исследования, касающиеся строения полового аппарата самок, весьма многочисленны. Так, Нагель в 1896 г. в своем обзоре цитирует 1000 работ, посвященных строению яичников.

Изучая старую литературу по этому вопросу, можно отметить, что многие работы совершенно не увязаны с задачами практики животноводства, ветеринарии и медицины. Другие работы дают конкретные данные, которые могут быть использованы после соответствующих исправлений, сделанных на основе последующих достижений науки. Среди работ, касающихся женской половой системы, выделяются исследования наших соотечественников, особенно в области изучения яичников. В. А. Попов (1881), Ф. С. Отрашкевич (1896), Н. П. Овчинников (1902), К. К. Скробанский (1903), И. О. Михаловский (1913), А. И. Тимофеев (1913), М. Г. Сердюков (1924), Н. М. Кулагин (1928) и др. в своих монографиях приводят ценные данные о развитии и микроскопическом строении яичников человека и животных. Л. Окинчиц (1909) указывает на эндокринную роль фолликулов в яичниках, А. И. Тимофеев выясняет роль желтого тела.

Одновременно появляются исследования о половом цикле сельскохозяйственных животных, в которых излагаются данные о морфологических изменениях в половой системе во время течки и беременности.

Тридцатые годы нашего столетия отмечены открытиями в области изучения эндокринных факторов размножения. Была установлена функциональная зависимость между половой системой и передней долей гипофиза, выделены гонадостимулирующие гормоны, выделены и синтезированы половые гормоны. Многочисленные экспериментальные работы естественно включали разделы морфологического порядка, разъясняющие гистофизиологию половой системы.

Однако эти работы были проведены, главным образом, на лабораторных животных и дают сравнительно мало сведений по гистологии половой системы сельскохозяйственных животных.

Особое место занимают исследования советских ученых в области физиологии размножения. Многие из них связаны с разработкой искусственного осеменения животных. В них имеется много новых данных по морфологии мужской половой системы, а также данных о половом тракте самок сельскохозяйственных животных (В. К. Милованов, 1932—1948; Х. И. Животков, 1938—1952; А. И. Лопырин, 1953; В. К. Кедров, 1953; Г. В. Паршутин и П. Н. Скаткин, 1953 и др.).

Данные сравнительной анатомии показывают, что половой аппарат самок всех млекопитающих построен по одному общему типу. В нем различают: яичники, яйцеводы, матку, влагалище и мочеполовой синус, являющийся преддверием в половые пути, а в каудальной части образующий вульву.

Однако степень развития полового аппарата и соотношение перечисленных его отделов у разных видов животных в значительной мере варьируют. Наибольшего развития половой аппарат достигает у животных, приносящих многочисленный приплод.

Мы остановимся на некоторых вопросах развития, строения и физиологических изменений полового аппарата самок млекопитающих животных.

Развитие. Половая система закладывается у эмбрионов на ранней стадии развития, и на первом этапе в зачатке не представляется возможным определить пол зародыша. Появление зачатков половых желез во времени совпадает с образованием мюллерова канала. На медиальной поверхности первичной почки, покрытой целомическим эпителием, выявляются половые клетки и образуется половая складка. С этой точки зрения половые железы имеют мезодермальное происхождение, а половые клетки развиваются из эпителия целома (В. Вальдейер, 1905; Гертвиг, 1912).

Согласно другим данным, первичные половые клетки образуются у позвоночных, в частности у млекопитающих, у заднего конца тела зародыша и затем мигрируют по корню брыжжейки к закладке половой железы. На ранней стадии закладка покрыта эпителием целома, но вскоре сюда попада-

ют половые клетки. Последние морфологически отличаются от окружающих клеток более крупной величиной, округлой формой, характером хондриосом (В. Я. Рубашкин, 1909, 1933, А. А. Машковцев, 1923, А. Аникиев 1923 и др.). Половые клетки у позвоночных животных на микроскопических препаратах можно выявить только после образования зародышевых листков.

У разнообразных представителей животного мира, как беспозвоночных, так и позвоночных, зародышевые (половые) клетки на ранних стадиях развития организма невозможно отличить от соматических клеток, даже от клеток перитонеального эпителия в период формирования гонад. Эмбриологические исследования беспозвоночных, в частности губок, показали, что гоноцитами могут стать клетки, обладающие высокой степенью обратимости, лабильно дифференцированные или недифференцированные (А. А. Захваткин, 1949).

У млекопитающих животных в индифферентном половом зачатке при его дальнейшем развитии наблюдается ряд сложных изменений. Эпителий, покрывающий зачаток, становится многослойным и вырастает затем в виде тяжей в мезенхиму. В это же время мезенхима тоже проникает между поверхностным эпителием и тяжами, образуя первичную белочную оболочку.

В случае дифференцировки зачатка в мужскую сторону эпителиальные врастания имеют вид обособленных тяжей, которые развиваются дальше, превращаясь в извитые каналы семенника.

В развивающемся яичнике после образования первичной белочной оболочки поверхностный эпителий вновь разрастается в виде тяжей и оттесняет оболочку, образуя корковый слой яичника. В яичниках первичные эпителиальные тяжи не разрастаются и остаются в глубоких частях органа в виде небольших эпителиальных скоплений. В эпителиальных тяжах коркового слоя яичника вскоре происходит дифференцировка зародышевых клеток на фолликулярные клетки и яйцевые.

Образование яиц и первичных фолликулов происходит в течение дальнейшего развития яичников. Согласно данным Винивартера (1900), образование яиц происходит в течение эмбриональной жизни и в первые дни после рождения. Однако дальнейшие многочисленные исследования показали, что процесс образования яиц может происходить и в яичниках взрослых животных.

По некоторым данным, дефинитивные яйца развиваются лишь у взрослых особей, яйцеклетки же, образовавшиеся в эмбриональном периоде, погибают. Такое явление описывали в яичниках лабораторных грызунов — мышей, крыс, а также кроликов. В отношении крупных животных, в связи со сложностью исследования, вопрос остается открытым. Ю. Т. Техвер

(1951) на съезде гистологов доложил о своих исследованиях яичников коров, овец, свиней, собак и кошек с целью разрешения вопроса о постпубертальном овогенезе. Автор не привел доказательств образования яйцеклеток у взрослых, но и не отверг этой возможности, так как в яичниках взрослых собак наблюдалось развитие яйцеклеток¹.

В яичниках первичные фолликулы в процессе своего развития превращаются в везикулярные и созревают, но большинство из них подвергается атрезии до периода половой зрелости.

Литературные данные и наши исследования показывают, что у одних животных процесс образования фолликулов с полостью начинается в эмбриональном периоде, у других же животных — в постэмбриональном. Так, у коровы, лошади, обезьяны во второй половине внутриутробной жизни всегда имеются везикулярные фолликулы, точно так же, как и в яичниках человеческого плода.

Рост половых желез выражается в определенном характере изменчивости их веса и величины. У эмбрионов кривая веса гонад постепенно нарастает в первом периоде утробной жизни, а затем наблюдается резкое увеличение их объема и веса, что особенно хорошо выражено у эмбрионов лошади.

У эмбрионов коров наблюдается скачкообразное увеличение яичников в последней трети внутриутробной жизни.

Сопоставляя эти данные о развитии половых желез с данными о дифференцировке гипофиза и его гормональной активности, Л. Дайнеко (1937) приходит к выводу, что скачкообразное увеличение половых желез и их бурный рост совпадают с периодом, когда в гипофизе плода обнаруживается гонадотропный гормон.

Кроме этого, имеются указания, что на дифференцировку и развитие половой системы оказывают влияние и гормоны матери, которые в избытке обнаруживаются в крови и в моче во время беременности.

Заслуживает также упоминания уже давно известное явление фримартинизма, особенно резко выраженное при аномалии развития плодных оболочек у крупного рогатого скота.

В тех случаях, когда разнополые близнецы имеют общее плацентарное кровообращение, у самки обычно происходит недоразвитие половой системы. Ф. Лилли (1917) предполагает, что это явление связано с влиянием раньше развивающихся семенников мужского плода на половую систему самки, вследствие чего у последней и наблюдается маскулинизация.

Как видно из приведенных данных, некоторые вопросы развития половых желез рассматривались с точки зрения

¹ Литературные данные, касающиеся постфетального овогенеза, приведены в сводке Н. Р. Царапкина (1948).

эндокринных корреляций, что является весьма односторонним. Развитие организма как целого, развитие нервной системы и значение нервных связей в процессе дифференцировки половой системы почти не учитывались. Наши исследования (Б. П. Хватов, 1950, и см. ниже, материалы данной книги), о развитии нервов яичников подтверждают значение нервных связей в процессе развития органов.

В литературе много внимания уделено также проблеме дифференцировки пола, причем морганисты пропагандировали хромосомную теорию определения пола. Эти положения, нашедшие отражение и в эмбриологии, опровергаются фактическими данными о влиянии и значении внешней среды на половую дифференцировку организмов. Принципы И. В. Мичурина подтверждаются исследованиями, проведенными не только на растениях, но и на млекопитающих животных. С. П. Жегалов (1950) использовал большой материал наших зверосовхозов и на основании анализов выхода в пометах самцов и самок серебристо-черных лисиц показал, что пол наследуется и развивается во взаимосвязи организма с условиями внешней среды. Возраст производителей и подбор пар имеют большое значение в формировании пола, т. е. половой дифференцировки. Аналогичные данные получены в результате анализа по размножению лошадей (Непрош, 1954).

Указанное справедливо также и в отношении птиц. Выход цыплят — петушков и курочек в больших инкубаторах колеблется в связи с сезоном яйценоскости кур и подбором разных по возрасту петухов и кур.

Эти данные имеют перспективу практического применения их в хозяйстве.

Строение яичников. Яичники половозрелого млекопитающего с поверхности покрыты эпителием, который не всегда удается достаточно хорошо сохранить на фиксированных препаратах. Клетки этого эпителия на выступающих местах органа имеют уплощенную или кубическую форму, а в складках и углублениях — чаще цилиндрическую. По поводу покрова яичника высказывались различные мнения. Одни авторы считают его недейтельным зачатковым эпителием, другие относят к типу мезотелия. Отмечена способность эпителия, покрывающего яичник, поглощать краски, что указывает на большое его сходство с перитонеальным мезотелием.

Согласно нашим данным (1935), на расслоенных препаратах почти всегда удается выявить наличие эпителиального покрова в яичниках, причем этот эпителий имеет по своему строению большое сходство с мезотелием брюшины, особенно на выступающих поверхностях органа (фолликул, киста). Однако внешнее сходство не определяет особенностей строения покрова яичника. В последнее время в нашей литературе уделено много внимания особенностям строения мезотелия и

его дифференцировке. Н. Г. Хлопин (1946), М. А. Барон (1949) в монографиях приводят основную литературу о покрове брюшины. Хлопин считает мезотелий высоко специализированной тканью — «своеобразной тканью внутренней среды организма, сохранившей покровное значение». В культуре тканей мезотелий дает типичный рост, причем фолликулярные клетки половых желез—яичников (Н. Колесникова, 1940; В. Михайлов, 1949) и семенников (В. Михайлов, 1937) в культуре тканей тоже дают рост, характерный для мезотелия. Согласно данным Колесниковой, покровный эпителий яичников и фолликулярные клетки — производные спланхнотомов или «зародышевого целомического эпителия—ведут себя в культурах тканей одинаково».

Под эпителиальным покровом в яичниках располагается соединительнотканная белочная оболочка, состоящая из нескольких слоев различно ориентированных клейдающих волокон.

На разрезе яичника, как известно, различают корковое и мозговое вещество. В корковом веществе заложены примордиальные фолликулы и граафовы пузырьки, находящиеся обычно в различных стадиях развития и атрезии.

Между фолликулами располагается нежная соединительная ткань, богатая клеточными элементами. В ней проходят сосуды и нервы.

Мозговое вещество построено из соединительнотканной стромы, содержащей в себе мозговые тяжи. Строма переходит в ворота яичника — место вхождения в орган сосудов и нервов. Здесь обычно находятся рудименты вольфова тела: эпифорон и пареофорон.

В корковом веществе яичника половозрелого животного протекают сложные периодические изменения, в общем ходе которых можно выделить: 1) процесс развития фолликулов, заканчивающихся овуляцией; 2) образование желтого тела и его увядание; 3) процесс атрезии фолликулов и образование интерстициальных клеток.

Указанные процессы изучены довольно подробно у разных животных и человека; однако остается еще ряд спорных вопросов, касающихся главным образом генеза желтого тела и интерстициальных клеток.

Развитие фолликулов в яичниках начинается задолго до наступления половой зрелости; однако эти фолликулы у инфантильных животных, как правило, погибают. Поэтому только у половозрелого животного можно проследить весь цикл развития фолликулов, заканчивающийся овуляцией.

Процесс в начальных стадиях протекает довольно однообразно у всех млекопитающих. Сперва уплощенные клетки примордиального фолликула увеличиваются в размерах и превращаются в кубические и даже цилиндрические. Затем

следует интенсивное их размножение, в результате чего образуется многослойная гранулеза. Одновременно с этим увеличивается в объеме яйцевая клетка, и на ее поверхности появляется прозрачная оболочка.

Дальнейший рост фолликула связан с образованием полости, которая наполняется фолликулярной жидкостью. Одновременно развиваются соединительнотканые оболочки пузырька: наружная — фиброзная (*theca externa*), внутренняя (*theca interna*) или сосудистая оболочка, содержащая особые округлые клетки (текальные клетки) и сосуды. К эпителию прилегает бесструктурная мембрана — стекловидная оболочка.

Эти оболочки фолликула, согласно данным большинства исследователей, возникают в результате реакции соединительнотканной стромы коркового вещества на раздражение, вызванное ростом фолликула.

Вследствие увеличения внутренней полости и разрастания оболочек, фолликул значительно увеличивается в размерах, оттесняет окружающие ткани и глубоко опускается в строму органа. Одновременно пузырек выпячивается на поверхности яичника. На этой стадии граафов пузырек близок к зрелому состоянию.

Фиброзная оболочка фолликула построена из переплетающихся пучков коллагеновых волокон и веретенообразных клеток. Следующая за ней внутренняя оболочка богата капиллярами и в своей основе имеет ретикулярную сеточку из тонких волокон. Между капиллярами располагаются удлиненной или полигональной формы клетки, обыкновенно содержащие в своей протоплазме липоиды. На границе между внутренней оболочкой и фолликулярным эпителием имеется тонкая мембрана. Эта оболочка фолликула не у всех животных достаточно хорошо выражена.

Эпителиальная оболочка фолликула (*membrana granulosa*) построена из нескольких рядов фолликулярных клеток. Последние у основания имеют цилиндрическую форму, а ближе к полости неправильно кубическую или округлую. Ядра клеток шаровидны и интенсивно красятся ядерными красками. Протоплазма зерниста.

У некоторых животных среди клеток фолликулярного эпителия описаны шаровидные пространства, известные под названием телец Калл-Экснера. Они особенно хорошо выделяются в яичниках кролика.

В монографии, специально посвященной этим тельцам, И. О. Михаловский (1913) дает подробное описание их в яичниках кролика. Тельца бывают выражены как в больших, так и в малых фолликулах. Количество телец увеличивается в период течки, когда яичники гиперемированы. В период беременности число телец в фолликулах уменьшается или они совсем исчезают. Появление в яичниках указанных образо-

ваний автор связывает с секреторной деятельностью фолликулярного эпителия.

В одном из участков фолликула гранулеза дает впячивание в полость пузырька, образуя яйценосный бугорок. Здесь находится яйцо, окруженное фолликулярными клетками. В бугорке ряд клеток, прилегающий к яйцу, отличается от других: они имеют цилиндрическую форму и посылают тонкие отростки по направлению к яйцу.

Между клетками и яйцом ясно заметна прозрачная оболочка. Последняя, несомненно, является сложным образованием, происходящим за счет как фолликулярных клеток, так и протоплазмы яйца (С. В. Мясоедов, 1923).

Степень развития яйцевой оболочки подвержена индивидуальным колебаниям. Отличия в строении и развитии их, как отмечает Н. В. Кулагин (1928), объясняются не только возрастом яйца, но и проникновением в яйцевую клетку различных по качеству питательных веществ.

А. В. Квасницкий (1950) приводит данные о толщине прозрачной оболочки у некоторых домашних животных и указывает на ее эластичность и прочность. Разрыв оболочки происходит в тот момент, когда при надавливании на яйцо поверхность ее увеличивается на 35—40%.

Разрастаясь, фолликулы в яичниках достигают определенного размера у каждого животного. Однако только лишь размер фолликула не может служить критерием его зрелости.

Практически важно, что работами последнего времени (А. И. Лопырин, Н. В. Логинова, 1950; А. В. Квасницкий, 1950) установлена возможность оплодотворения яйцеклеток, добытых путем прокола крупных фолликулов из яичников овец и кроликов. При трансплантации этих яиц в половые пути наблюдалось законченное развитие плодов.

К моменту овуляции фолликулы увеличиваются в размерах, их оболочка на поверхности сильно истончается, и в период резкого повышения внутрифолликулярного давления происходит разрыв фолликула. Механизм овуляции до сего времени окончательно не выяснен. Вслед за овуляцией на месте разорвавшегося фолликула образуется желтое тело. В 1827 г. К. Бэр дал описание развития желтого тела из оболочек фолликула. В дальнейшем по поводу генеза желтого тела было написано много работ, причем различными авторами были выдвинуты три основные теории образования желтого тела¹.

Согласно первой теории, желтое тело является соединительнотканным образованием, и лютеиновые клетки образуются из клеток, входящих в строение внутренней соединительнотканной оболочки. Приверженцы этой теории базировались

¹ Обстоятельная сводка работ по этому вопросу дана в диссертации А. И. Тимофеева (1913).

на наблюдениях, согласно которым в овулировавшем фолликуле гибнет фолликулярный эпителий.

Другой взгляд на развитие желтого тела выдвинул Т. Бишов (1842). Согласно данным этого автора, желтое тело образуется из фолликулярного эпителия. Эта «эпителиальная» теория была в дальнейшем развита в работах И. Соботта, Ф. Кона, Л. Окинчиц, А. И. Тимофеева и других, причем особенно четкие данные были представлены Тимофеевым.

Согласно третьей теории (Рабль и др.), лютеиновые клетки желтого тела происходят как из фолликулярного эпителия, так и из текальных клеток.

В настоящее время установлено, что истинные лютеиновые клетки являются измененными клетками фолликулярного эпителия, однако в процессе развития желтого тела принимают участие также соединительнотканые элементы фолликула. Текальные клетки гипертрофируются и в определенных стадиях становятся похожими на лютеиновые клетки.

Ашнер (1918), обсуждая вопрос о происхождении желтого тела, с точки зрения сравнительной гистологии, указал, что у низших животных в строении желтого тела принимают участие главным образом текальные клетки, а у высших — фолликулярный эпителий, но эти данные мало обоснованы.

В цикле развития желтого тела, по Мейеру, принято различать четыре стадии: стадию пролиферации, стадию васкуляризации, стадию расцвета и стадию упадка.

Данная классификация стадий развития желтого тела приемлема в отношении развития желтого тела женщины и некоторых животных, однако не может служить общей схемой, так как процесс перестройки фолликула у разных животных протекает весьма различно. У некоторых животных — у лисы, песца, собаки — процесс лютеинизации начинается до разрыва фолликула (Е. А. Какушкина, 1934; Р. О. Клер, 1937).

Продолжительность существования желтого тела различна у разных животных. Желтое тело беременности существует продолжительное время и достигает большего развития, чем периодическое желтое тело. Однако по своему строению оба вида желтых тел трудно различимы, и многочисленные исследования до сего времени не установили ясных морфологических признаков, позволяющих отличить оба вида желтых тел на микроскопических препаратах.

Относительно тонкого строения вполне развитого желтого тела можно отметить, что главная масса его состоит из больших, полигональной или округлой формы, клеток. Ядра клеток большие, шаровидные. Протоплазма этих лютеиновых клеток в зависимости от функционального состояния, неравномерно окрашивается кислыми красками. Обычно в клетке можно различить два пояса: центральный — более темный, рас-

положенный вокруг ядра (эндоплазму), и периферический — более светлый, зернистый (экзоплазму). В клетках обнаруживаются липоиды, количество которых значительно варьирует в различные периоды существования желтого тела. В клетках описан аппарат Гольджи (К. Рикер, 1910; Кулеш, 1914). Аппарат обычно занимает среднюю зону клетки и имеет вид сети и глыбок. Он несколько увеличивается с ростом клетки. В период увядания желтого тела аппарат сморщивается.

В лютеиновых клетках желтых тел некоторых животных, главным образом коров, обнаружен также пигмент липохром.

Лютеиновые клетки в желтом теле располагаются обычно группами. Между клетками проходят капилляры и сети тонких волокон.

Помимо лютеиновых клеток, в строение желтого тела входят тяжи соединительной ткани, направляющиеся с периферии к центру образования. Вблизи этих тяжей лежат измененные текальные клетки.

В соединительнотканых тяжах проходят сосуды желтого тела. Следует отметить, что диаметр крупных сосудов желтого тела шире диаметра сосудов, входящих в него из стромы яичника. Повидимому, в желтом теле имеется своеобразное сплетение, способствующее функциональным отправлениям железы. В желтом теле некоторых животных (кошка) описаны венозные сплетения и центральная вена.

Процесс атрезии фолликулов, подвергшийся анализу у многих видов млекопитающих, признан физиологическим. Этот процесс протекает различно, в зависимости от величины и степени дифференцировки фолликулов.

Примордиальные фолликулы погибают вследствие жирового перерождения яйцевой клетки и фолликулярного эпителия. После резорбции они бесследно исчезают.

Граафовы пузырьки средней величины и большие дают различную картину атрезии в зависимости от того, в какой степени у них развита соединительнотканная оболочка, причем первым фактором в этом явлении выступает гиалиновое перерождение оболочки яйцевой клетки и гибель зародышевого пузырька. Далее следуют дегенеративные изменения в клетках гранулезы: эпителий погибает.

В дальнейшем атретические фолликулы подвергаются редукции: они сначала превращаются в фиброзные тела, а затем бесследно исчезают.

Обычно с атрезией фолликулов связывают образование в яичниках интерстициальных клеток, которым многие приписывали инкреторную функцию¹.

¹ Большая литература об интерстициальных клетках приведена в монографиях И. О. Михаловского, 1913; А. И. Тимофеева, 1913; М. Г. Сердюкова, 1924; М. Ф. Глазунова, 1954.

Касаясь вопроса о генезе интерстициальных клеток, необходимо отметить, что одни авторы считают их соединительнотканными элементами, происходящими из текальных клеток атретических фолликулов или стромы яичников (К. П. Улезко-Строганова, 1927—1931). Другие же авторы (М. Г. Сердюков, 1924—1927) говорят об эпителиальном происхождении интерстициальных клеток из гранулезы фолликула.

Сравнительно-гистологические исследования Шафер (1911) показали, что эти клетки не в одинаковой мере выражены в яичниках всех животных. Например, в яичниках кошки, кролика они занимают значительные пространства, а в яичниках свиньи, рогатого скота, а также яичниках женщин находятся в незначительном количестве и даже, согласно указанию некоторых авторов, совершенно отсутствуют.

Кровеносные сосуды яичника входят в ворота и разветвляются сначала в мозговом веществе, затем переходят в корковое вещество и распадаются там на капилляры. Часть этих капилляров заходит во внутреннюю соединительнотканную оболочку фолликула и образует в наружном ее слое широкопетлистые, а во внутреннем слое узкопетлистые сети. Вены широки и образуют сплетение в воротах яичника. Сосуды яичника богаты анастомозами. Перевязка одного из сосудов не отражается на функции яичников вследствие образования анастомозов (Е. Д. Долго-Сабурова, 1948).

Все авторы отмечают богатство яичника лимфатическими сосудами, которые из коркового вещества направляются к воротам яичника. В корковом веществе они оплетают большие фолликулы, располагаясь в наружной оболочке фолликула, снаружи от кровеносных сосудов. Белочная оболочка не имеет лимфатических сосудов.

Нервный аппарат яичников изучен еще недостаточно, несмотря на наличие значительного количества работ. Большинство исследователей указывает, что орган богат нервами. Особенно их много в сосудистой зоне яичника. Здесь встречаются мощные пучки, которые входят в яичник вместе с сосудами и иннервируют их.

Кроме сосудистых нервов, описаны в яичниках еще специальные фолликулярные нервы, окутывающие фолликул и проникающие в его эпителий (А. П. Марковитин, 1899; А. Ф. Филиппович, 1953 и др.).

Кроме фолликулярных нервов в яичниках, еще описаны тонкие волокна между интерстициальными клетками и клетками желтого тела (В. Брилл, 1915).

В 1930 г. Г. М. Куликов, используя для обнаружения нервов метиленовую синьку, отметил, что в яичниках есть как мякотные, так и безмякотные нервы, причем преобладают последние. Нервные волокна образуют узко- и широкопетлистые сети. Среди нервов, иннервирующих сосуды, можно на-

блюдать варианты: одни волокна идут параллельно сосудам, сопровождая их, другие же образуют вокруг сосудов узкопетлистые сети в виде муфт. А. Ф. Филиппович (1953), импрегнируя нервы серебром, выявил в яичниках кошки и овцы рецепторы в виде кустиков.

Кроме нервов, в яичниках некоторых животных (кролик, крыса) описаны нервные клетки и ганглии, лежащие главным образом у ворот органа (Г. М. Куликов).

Следует отметить, что развитие проводящих нервных путей в яичнике тоже недостаточно изучено. Гилл (1933) изучал иннервацию яичников у эмбрионов человека и грызунов на разных стадиях развития и пришел к заключению, что нервы проникают в яичник очень рано. Они начинаются от приаортального ганглия, однако дальнейшее разрастание их у эмбрионов установить не удастся. Более полные исследования проведены в лаборатории Б. И. Лаврентьева А. З. Кочергинским (1947) и С. Д. Астринским (1952), изучавшими развитие иннервации половой системы у эмбрионов человека.

В связи с тем, что еще недостаточно изучены пути распределения нервных волокон в яичниках, вопрос о их денервации и о влиянии денервации на функцию, естественно, еще не разрешен. Опыты, которые ставили задачей показать, что яичники функционируют вне связи с нервной системой только под влиянием гормонов, оказались несостоятельными. Исследования Шварца и Бостона (1935) с функционирующим трансплантатом яичников не являются показательными, так как при пересадках в трансплантат вырастает много нервов. По данным Л. П. Теодора (1938) и К. А. Лаврова (1941), в трансплантатах яичника, посаженных в переднюю камеру глаза, обнаруживается больше нервов, чем в нормальных яичниках.

Влияние центральной нервной системы на процессы, происходящие в половой системе, в частности в яичниках, достаточно четко показано Б. И. Баяндуровым (1949). В опытах Строкина у децеребрированных собак вскоре наблюдались дегенеративные изменения в яичниках. Вначале повреждались растущие фолликулы, затем примордиальные. На месте этих образований появлялись интерстициальные клетки, которые тоже дегенерировали и замещались соединительной тканью.

Яичник как инкреторный орган. Инкреторная роль яичника общепризнана.

На основании морфологических исследований, железистым аппаратом яичников можно считать фолликулярный эпителий, клетки внутренней оболочки фолликула — текальные, желтое тело и интерстициальные клетки.

В анализе эндокринной роли яичников большое значение имели исследования отечественных авторов. В. В. Подвысоцкий (1896) подчеркнул значение желтого тела при бере-

менности и указал на его сходство с корковым веществом надпочечника. Л. Л. Окинчиц (1909) первым высказал мысль, что железистой тканью яичника, выделяющей гормон, является зреющий фолликул.

Двойственность гормонов яичника подчеркнута Н. А. Беловым (1910). В настоящее время установлено, что яичники продуцируют женский половой гормон — фолликулин, или эстрон, и гормон желтого тела — прожестерон.

В отношении продукции гормона желтого тела вопрос более или менее разрешен. Этот гормон в яичниках образуется в желтом теле. Вопрос о месте образования фолликулина еще не может считаться разрешенным. Выделение его связано с развитием фолликулов и приписывается клеткам гранулезы и текальным клеткам. Предполагают, что интерстициальные клетки тоже выделяют этот гормон.

Многочисленные эксперименты не дают достаточно четкого ответа о месте образования фолликулярного гормона.

35841
Непосредственные исследования различных изолированных участков яичника на содержание гормона, произведенные Цондеком и другими авторами, показало, что фолликулин имеется в значительном количестве в стенке и жидкости зрелого фолликула и отсутствует в корковом веществе яичника, содержащем примордиальные фолликулы и небольшие фолликулы. Фолликулин был обнаружен также в кистах, стенка которых была выстлана только текальными клетками. Основываясь на этих данных, Цондек предполагает, что фолликулин вырабатывается клетками теки. В то же время автор не отрицает возможности участия в выработке гормона клетками гранулезы.

Роль интерстициальных клеток в выработке фолликулярного гормона опровергается. Многочисленные исследования показали, что эти клетки особенно развиты в яичниках в тот период, когда не может быть речи об образовании фолликулярного гормона. В этом отношении ярким примером являются исследования С. М. Павленко (1938), Е. А. Какушкиной (1934), Р. О. Клера (1937) и др. о строении яичников лисиц, особенно богатых интерстициальными клетками.

Отвергая роль интерстициальных клеток в выработке фолликулярного гормона, можно отрицать ее и для клеток теки, так как оба вида клеток связаны происхождением и функционально. Возможно, интерстициальные клетки способны адсорбировать как фолликулин, так и гормон желтого тела.

А. В. Немилов (1938) дал стройную картину образования мужского полового гормона в канальцах семенника в связи со сперматогенезом и распадом фолликулярных клеток, опровергая данные Штейнаха, Буэна об инкреторной роли интерстициальных клеток в семеннике. Данные Немилова могут быть приняты и в отношении фолликула яичника — фол-

ликулин, повидимому, образуется эпителием зреющего фолликула.

Строение полового тракта. Как известно, яйцеводы, матка и влагалище развиваются из мюллеровых протоков. Яйцеводы из головных отделов протоков, а матка и влагалище — из генитального тяжа¹.

Данные сравнительной анатомии указывают, что половой тракт у различных видов млекопитающих значительно отличается по своему строению. Особенно варьирует строение матки и влагалища. Различают четыре основных типа маток: двойную, двухраздельную, двурогую и простую матку.

Анатомические особенности строения матки, шейки матки и влагалища могут быть представлены только в связи со строением мужского полового аппарата и физиологией осеменения. Эти данные изложены в трудах ВИЖ'а. На основе их разработаны способы искусственного осеменения.

Доказано (В. К. Милованов, 1934—1940), что у животных имеется два типа естественного осеменения: маточный и влагалищный. Эти типы отличаются по месту попадания спермы при спаривании. При маточном типе осеменения (у свиньи, лошади, собаки) сперма попадает в цервикальный канал. При этом у свиньи влагалище узкое и постепенно переходит в шейку матки, и при спаривании головка пениса проникает в цервикальный канал. У кобыл влагалище широкое, но в связи с особенностями эрекции, эякулят нагнетается в расширенный во время течки цервикальный канал. При влагалищном типе осеменения сперма рассеивается по длине влагалища. Этот тип осеменения имеет место у коров, овец, коз, кролика. У этих животных влагалище объемистое, узкое в каудальной части и расширенное в краниальной. Шейка матки хорошо отграничена от влагалища, толстостенная с узким каналом. Ее слизистая имеет много поперечных складок. Эпителий выделяет густую слизь.

В связи с типами осеменения у животных значительно варьирует строение придаточных желез и количество эякулята (В. К. Милованов, 1934). Следует отметить, что в современных руководствах по анатомии при изложении общих данных о строении полового аппарата животных мало уделено внимания связи строения полового аппарата с его функцией.

В отношении микроскопического строения необходимо отметить, что половые пути млекопитающих—яйцеводы, матка и влагалище, будучи построены в основном из трех оболочек (слизистой, мышечной и серозной, либо адвентициальной), в деталях структуры значительно отличаются у раз-

¹ Данные эмбриологии см. М. Н. Какушкин, 1926; А. Ю. Шмейль, 1943.

личных видов животных. Это затрудняет обобщение многочисленных исследований, тем более, что ряд важных вопросов морфологии и гистологии остается неразрешенным.

Стройное представление о половом тракте возможно при исследовании на всем его протяжении с учетом возрастных особенностей и функциональных изменений, что по техническим причинам весьма сложно.

Некоторые конкретные данные о строении полового тракта крупных домашних животных будут изложены ниже.

Касаясь общих вопросов, можно отметить, что в гистологических исследованиях много внимания уделено эпителиальному покрову труб и матки, причем различные авторы, изучая одни и те же виды животных, описывают эпителий различно — как однослойный мерцательный или многорядный призматический реснитчатый, а то и лишенный ресничек. Некоторые указывают на превращение мерцательного эпителия в железистый. Имеются данные о различных видах клеток покрова как матки, так и яйцевода. В яйцеводах среди мерцательных клеток находятся клетки, лишенные ресничек, — бокаловидные и кубические (Садовский, 1895). О различных типах клеток в яйцеводе писали Шаффер (1908), Соботта (1924) и др. О. П. Ржевуцкая (1950) в яйцеводах коров отмечает наличие мерцательных, секреторных, палочковидных и базальных клеток. Согласно предположению автора, последние являются камбиальными элементами для замещения стареющих клеток.

Некоторые авторы изучали рост и превращение эпителия половых путей в культуре ткани (Ш. Галустян, 1935; З. П. Жемкова, 1943 и др.). По данным Галустян, в культуре маточный эпителий кролика дает рост в виде однослойных мембран, причем по поверхности эксплантата образуется однослойный покровный эпителий различной высоты.

Жемкова при культивировании ткани матки, взятой между плацентами у беременных кроликов, отмечает в начале роста появление мембран из многоядерных клеток, а затем одновременный рост многоядерных и одноядерных элементов.

Много исследований посвящено развитию маточных желез. Некоторые авторы их считают складками слизистой, покрытой эпителием, который изменяет свое строение в различные периоды цикла и беременности. Описана пролиферация желез под влиянием гормональных факторов (фолликулин, гормон желтого тела), причем на основании картины матки кролика производится стандартизация гормона желтого тела.

В литературе преобладают работы, касающиеся циклических изменений в половом аппарате женщины в связи с регенерацией слизистой после менструации.

Изучению мышечной оболочки половых путей посвящено также много исследований. Известно, что миометрий значи-

тельно изменяется во время полового цикла и особенно при беременности. Описаны гиперплазия и гипертрофия мышечных волокон, а также обратное развитие мышц после родов.

Серозная оболочка половых путей имеет свои особенности, причем в ее структуре отмечаются возрастные и функциональные изменения.

Много внимания уделено иннервации половых путей и изучению в них нервных окончаний.

Яйцеводы¹, маточные трубы, заложены в складках брюшины, изгибаются и значительно варьируют по длине (у крупного рогатого скота, свиньи, лошади от 10 до 30 см). В трубах различают: воронку, открывающуюся в брюшную полость и ограниченную тонкими извилистыми бахромками; широкую ампульную часть трубы и узкую часть — истмус. У некоторых животных (свинья, собака, корова) брызжейки яйцевода и яичника образуют тонкую сумку — бурсу яичника. Яйцеводы переходят в рога матки.

Слизистая яйцеводов обычно образует продольные и сильно извилистые складки, лишена подслизистой оболочки. Эпителий, выстилающий слизистую оболочку, — однослойный цилиндрический. Мерцательные реснички выражены не у всех животных. Они хорошо видны в яйцеводах коровы, имеются в трубах свиньи, козы, но отсутствуют у кошки и собаки (Р. И. Бубес). Мерцательный эпителий яйцеводов кролика после овуляции превращается в секреторный и не имеет ресничек (Моро, 1912). Хольцбах (1908) описывает эпителий яйцеводов мыши, крысы, кролика, ежа как цилиндрический мерцательный. Противоречия литературных данных связаны с тем, что при микроскопическом исследовании яйцеводов не учитывалось физиологическое состояние животных, а кроме этого производились исследования из отдельных участков яйцеводов. Эпителий яйцевода, так же как и эпителий матки, изменяется в зависимости от функционального состояния половой системы, причем эти изменения выявляются при исследовании всего яйцевода. При исследовании яйцеводов кроликов, убитых после овуляции, мы имели возможность видеть в абдоминальной части яйцевода превращение эпителия в железистый. В маточном участке яйцевода, где были обнаружены дробящиеся яйцевые клетки, эпителий еще сохранял реснички.

Мышечная оболочка яйцеводов состоит главным образом из круговых и косых гладких мышц. Циркулярный слой хорошо выражен в участке, прилегающем к матке.

Серозная оболочка богато васкуляризирована. В глубоком ее слое продольно яйцеводу проходят гладкие мышцы.

Нервы яйцеводов описаны рядом авторов. Н. Гавронский

¹ Литература о строении яйцевода приведена в диссертациях А. Ю. Шмейль (1943) и Р. И. Бубес (1950).

(1894) описал нервные окончания в эпителии труб. Эти данные оспаривались, однако недавно, используя импрегнацию по Торсуеву и Дурицину, Бубес (1950) подтвердил наблюдения Гавронского и выявил нервные окончания в эпителии в виде пуговок. Одновременно автор отметил вегетативные нервные волокна в слизистой и мышечной оболочке и в тельцах Фатер-Пачини в серозной оболочке.

Слизистая матки покрыта цилиндрическим или кубическим эпителием, снабженным в известные функциональные периоды мерцательными волосками. Часть клеток, лишенных волосков, выделяет слизисто-серозный секрет. Обычно эпителий матки однослойный, но у некоторых животных (свиньи, жвачные) между основными клетками включается новый ряд клеток, что дало повод В. Элленбергеру и Т. Траутману считать у упомянутых животных эпителий матки многослойным. Многочисленные складки слизистой покрыты таким же эпителием, как и остальная внутренняя поверхность органа. Эти сильно развитые складки матки описываются как маточные железы.

Степень складчатости и характер складок (маточных желез) значительно варьируют у разных видов и находятся в зависимости от функционального состояния органа. Основа слизистой матки построена из соединительной ткани, весьма богатой клеточными элементами. У плацентарных животных, особенно у приматов, в слизистой оболочке различают функциональный слой более рыхлый, подвергающийся более глубоким функциональным изменениям, и наружный слой, примыкающий к миометрию и построенный из более плотной ткани, главным образом из веретенообразных клеток.

У жвачных животных слизистая матки имеет особые выпячивания (карункулы). Соединительнотканная основа в этих местах утолщена, лишена желез, но богата кровеносными сосудами. Сюда заходят из миометрия глубокие мышцы.

Миометрий рогов матки у животных имеет два слоя ясно выраженных мышц: внутренний — циркулярный и наружный — продольный. Одновременно нужно отметить, что распределение мышечных слоев в матке животных, особенно на месте слияния рогов, изменяется, так как некоторые отдельные пучки принимают здесь косое направление. Кроме этого, мышечные волокна связок вступают в сложное взаимоотношение с миометрием (Н. З. Иванов, 1911).

Между наружным и внутренним слоями мышц у некоторых животных в соединительнотканной прослойке проходят мощные сети кровеносных сосудов, образуя сосудистый слой.

В отношении строения серозы матки следует сказать, что почти во всех руководствах по микроскопической анатомии эта оболочка описана как брюшина, имеющая обычное строение.

В совместных работах с Н. Н. Кузнецовым (1935—1937)

нам удалось показать на расслоенных препаратах сложность строения периметрия и одновременно выявить изменения в нем, происходящие в связи с функцией и колебаниями объема матки во время течки и беременности.

Серозная оболочка, покрывающая матку и широкие связки, имеет строго оформленное строение. В ней можно выделить, помимо мезотелия и подмезотелиальной пленки, еще три основных слоя: поверхностный слой из клейдающих волокон, волнисто расположенных и ориентированных обычно по длине матки; эластическую сетку и глубокий, слабо развитый слой, построенный из пучков клейдающих волокон, в распределении которых нет строгой ориентировки. Здесь проходят кровеносные сосуды.

Серозная оболочка матки была исследована у коров и свиней в различные возрастные периоды. С возрастом сероза изменяется. Соединительнотканые слои ее утолщаются в период половой зрелости, причем более отчетливо выступает эластическая сеть волокон. К старости же средний слой (эластическая сеть) выражен слабо.

Во время беременности серозная оболочка утолщается за счет развития всех соединительнотканых слоев. Однако эти прогрессивные изменения имеют место в течение первых двух третей беременности, т. е. в периоде, когда орган резко увеличивается в размерах. В последней трети беременности наблюдаются деструктивные изменения в серозе, причем в сети встречаются обрывки эластических волокон.

В строении влагалища различают три слоя: слизистую оболочку, мышечный слой и наружную соединительнотканную оболочку — адвентицию.

Слизистая оболочка образует продольные складки, не имеет желез, одета эпителием, который изменяется с возрастом. У эмбрионов коров эпителий влагалища однослойный цилиндрический, после рождения заменяется многослойным. У взрослых животных эпителий многослойный, но строение его, как и всего органа, меняется в зависимости от функционального состояния.

В период течки наблюдается увеличение количества слоев, причем поверхностный слой отторгается в виде чешуек. У грызунов этот процесс особенно хорошо выражен, причем в различные периоды функционального состояния половой системы меняется картина мазка.

Нервы матки и влагалища изучены главным образом русскими учеными (О. Разумовский, 1881; Г. Ф. Писемский, 1904; Я. И. Фальк, 1913; А. Ф. Сеницын, 1917; Б. И. Лаврентьев, 1913; М. С. Найдич, 1929—1937; Н. Г. Фельдман, 1935; Е. Н. Беляев, 1939; Н. Г. Колосов, 1948 и др.).

В матку входят как чувствительные, так и двигательные нервные волокна. По данным Сеницына, у млекопитающих

нервы сначала идут по соединительнотканым прослойкам между мышечными пучками миометрия, сопровождая сосуды и иннервируя мышцы. Безмякотные волокна проникают в слизистую и заканчиваются перичеселлюлярными аппаратами в виде пуговок или гроздей в эпителии желез. Мякотные волокна образуют чувствительные окончания в мышцах матки и особые окончания в слизистой шейки матки.

В настоящее время в физиологических опытах доказано наличие в матке и во влагалище рецепторных аппаратов. К. Х. Кикчеев и Ф. А. Сыворотько (1939) доказали наличие в матке и связках механо- и барорецепторов. Э. Ш. Айропетьянц и Е. Ф. Крыжановская (1947) доказали наличие в сосудах матки животных хеморецепторов, раздражение которых вызывает изменения кровяного давления и дыхания. В. М. Лотис (1948—1950) у животных обнаружила, кроме упомянутых рецепторов, и терморецепторы.

В диссертации С. К. Гамбашидзе (1951), выполненной под руководством К. М. Быкова, приведена основная литература об иннервации матки. Многочисленные опыты доказывают насыщенность органов половой сферы рецепторами. Термические, механические, электрические раздражения матки и влагалища у подопытных кошек изменяли кровяное давление и дыхание. Реакции изменяются на фоне насыщенности организма гормонами — фолликулина и пролана.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ

Понятие «половой цикл» было введено Хипом. Он установил, что генитальный аппарат самок млекопитающих с наступлением половой зрелости претерпевает периодически повторяющиеся изменения, причем изменения в яичниках всегда сопровождаются определенными перестройками в других органах половой системы.

По Хипу, половой цикл складывается из четырех основных фаз: *anoestrus*, *prooestrus*, *oestrus*, *metoestrus*, затем следует повторение.

Продолжительность отдельных фаз цикла в значительной мере варьирует у различных видов животных. У одних (моноэстричных) в году бывает только один цикл; у других (диэстричных) — два цикла, и, наконец, у третьих (полиэстричных) смена циклов происходит через постоянные, но небольшие промежутки времени. Предложенная Хипом схема неизменного чередования половых циклов неоднократно подвергалась критике, особенно в связи с положениями некоторых эндокринологов, рассматривающих половой цикл как явление, зависящее только от внутренних гормональных фак-

торов. Необходимо согласиться с В. К. Миловановым (1951), что в этом виде учение о половом цикле является метафизическим.

Циклические изменения в организме самки надо рассматривать в свете периодических изменений физиологических функций в организме, как это изучено К. М. Быковым и сотрудниками (1949) в отношении суточных и сезонных ритмов.

На течение и смену половых циклов, несомненно, оказывают большое влияние общие внешние условия. У одного и того же вида животных, в зависимости от климата и питания, изменения в половой системе протекают различно.

С. В. Лобачев (1934) детально исследовал половой цикл у белок и установил, что среди них можно выделить самок с пятью основными вариантами цикла, отличающимися друг от друга продолжительностью отдельных фаз. Известно также, что многие дикие животные, попадая в неволю, теряют способность к размножению, некоторые изменяют характер цикла. У домашних животных цикл протекает иначе, чем у близких к ним диких видов. Так, дикая свинья моноэстрична, домашняя же — полиэстрична. Опыт разведения диких зверей (лисиц, песцов) в вольерах показывает, что изменение условий жизни сказывается на половых процессах (Н. Д. Старков, 1937).

Многочисленные опыты, главным образом на мышах, крысах, сусликах и некоторых других животных показали, что путем светового режима можно изменить половой цикл этих животных; длительное освещение активизирует половую систему¹.

Вопрос об эволюции периодических изменений, протекающих в половой системе животных, недостаточно оттенен в современной литературе. Имеются весьма ограниченные сведения о физиологии размножения диких животных. Процессы, протекающие в половой системе диких животных, связаны с условиями их жизни и воспроизводством потомства.

С наступлением половой зрелости самки в известное время года приходят в состояние течки, т. е. допускают самцов. В нормальных условиях у них наступает беременность, длящаяся у разных животных различное время и заканчивающаяся родами. Затем наступает период лактации и воспитания молодняка, продолжительность которого значительно варьирует у разных видов животных. Наступление следующего периода течки и последующей беременности определяется также общими условиями жизни и воспроизводством потомства. Некоторые звери (заяц, белка) в теплое время года приносят приплод 2 — 3 раза, причем плодовитость их зависит

¹ См. литературу по данному вопросу: Е. Светозаров и Г. Штрайх, «Успехи сов. биологии», т. 12, 1940.

от климатических условий и обеспеченности пищей. Плодовитость белок, живущих в хвойных лесах, теснейшим образом связана с чередованием урожая ели. О жизни пушных зверей данные приводит П. А. Мантейфель (1947). У целого ряда зверей (куница, соболь, горноста́й) период беременности является весьма продолжительным — более 8 месяцев, а у барсука — один год, причем развитие эмбрионов протекает первое время крайне медленно. В связи с незнанием этих особенностей размножения было искажено представление о физиологических процессах, и период беременности у упомянутых животных определялся как «фаза покоя» половой системы.

Изучение периодических изменений, происходящих в женской половой системе, основано главным образом на последовательных морфологических исследованиях полового аппарата животных, убитых в различных стадиях полового цикла.

Методы прижизненного исследования половой системы (яичников, труб) еще недостаточно хорошо разработаны и позволяют производить систематические наблюдения только сравнительно короткое время. Известно, что Немилов и другие предложили производить наблюдения за состоянием яичников через «окно» в брюшную полость. Во время осмотра яичник подтягивается к фистуле. Эти опыты были проведены на кошках. А. А. Алиханов (1950) их повторил в опытах на овцах, причем оказалось возможным проводить наблюдения за состоянием яичников только в течение 9 дней, так как под фистулой происходило разрастание соединительной ткани, препятствующее осмотру яичника. Необходимо отметить, что яичники резко реагируют на эту операцию и воспалительные явления обычны. Наши попытки (1948) изучения состояния яичников при помощи медицинских приборов (уретроскоп, торакоскоп) тоже не дали достаточно хороших результатов и нуждаются в дальнейшей разработке. Кроме того, для разрешения ряда вопросов, касающихся состояния половых органов, часто только их осмотр является недостаточным, и требуются специальные микроскопические исследования.

Особое место занимает ректальный метод, позволяющий у коровы и лошади через прямую кишку прощупать состояние яичников, определить наличие в них фолликулов или желтого тела, а также исследовать матку и распознать ранние стадии беременности. Этот метод, достаточно четко разработанный у лошади Животковым, нашел широкое применение в ветеринарной и зоотехнической практике.

Функциональные изменения, происходящие в половой системе, довольно подробно изучены у лабораторных грызунов: морских свинок, крыс и мышей.

В основу этих исследований положено представление о чередующемся половом цикле, разделенном на 4 фазы: 1) ста-

дию покоя, 2) стадию предтечки, 3) стадию течки и 4) стадию восстановления.

Различные фазы цикла у упомянутых грызунов легко определяются на основании исследования вагинальной слизи.

Во время полового цикла в матке и половых путях самки последовательно сменяются прогрессивные и деструктивные процессы, ход которых обычно принято выражать в виде поднимающейся и опускающейся кривой.

Однако смена циклов у крыс и мышей происходит лишь в том случае, если животное содержалось изолированно от самца. Покрытие вазектомированным самцом или умышленное раздражение половых путей после овуляции влечет за собой прогрессивные изменения в слизистой оболочке матки. Эти изменения наиболее ярко выражены у кролика после провоцированной овуляции и определяются как «ложная беременность».

Не только у крысы и кролика, но и у ряда других животных вслед за овуляцией, если не произошло оплодотворение, наступает ложная беременность, продолжительность которой значительно варьирует у разных видов. Явление ложной беременности необходимо всегда учитывать для того, чтобы составить правильное представление о половом цикле животных.

У домашних животных (свиньи, коровы, овцы) в межтечковом периоде в яичниках имеются большие желтые тела и небольшие фолликулы различной величины. Матка дряблая, ее слизистая имеет бледнорозовый цвет. В предтечковом периоде наблюдается в яичниках интенсивный рост фолликулов и начинается процесс обратного развития желтого тела. Период течки бывает обычно хорошо выражен и проявляется в поведении животного («охота»). При осмотре наружных половых органов наблюдается их покраснение, иногда истечение слизи и секрета придаточных желез. При исследовании яичников в них обнаруживаются зрелые фолликулы и желтые тела, находящиеся в обратных стадиях развития. В конце течки происходит овуляция. Матка увеличена и резко гиперемирована. В ней выявляются развитые железы, у некоторых животных (корова) эпителий продуцирует муцин, причем секреция особенно выражена в области шейки матки. Послетечковый период характеризуется наличием в яичниках развивающихся желтых тел. В матке наблюдается дальнейшее развитие желез, затем, если не наступила беременность, следует переход в межтечковое состояние.

У животных в течение полового цикла изменяется характер секрета труб, матки и влагалища. Так, у коров в межтечковом периоде вязкость слизи в 20 раз больше, чем вязкость спермы (Новоселов, 1935). Во время течки секрет шейки матки представляет студенисто-прозрачную слизь, причем вязкость ее меньше вязкости спермы. К концу охот-

ты вязкость увеличивается. Изменяется также и рН влагалища и матки (А. Ю. Тарасевич, 1936; Н. П. Шергин, 1940).

В течение полового цикла изменяется сократительная способность яйцеводов и матки. По этому вопросу имеется много исследований и основные данные изложены в ряде монографий (А. И. Рождественская, 1947; А. И. Петченко, 1948;) и диссертациях (Р. И. Бубес, 1951; Е. Н. Бабенко, 1951). Сократительная способность яйцеводов и матки изучалась как на изолированных органах, так и в специальных опытах на животных путем наблюдений через фистулу или в острых опытах со вскрытием брюшной полости. Эксперименты проводились на крысах, мышах, кроликах, кошках, собаках, а также свиньях и коровах. Цель исследований—выяснить значение сократительной способности труб в транспорте яйца и спермы.

Результаты многочисленных исследований можно обобщить и представить в следующем виде.

Отмечены возрастные особенности в сокращении матки и труб. У молодых девственных животных матка имеет автоматические сокращения, но возбудимость ее значительно меньше, чем у взрослых рожавших животных (опыты на кроликах; Петченко).

Положение и сокращение яйцеводов изменяются в течение полового цикла. Во время течки воронка трубы и фимбрий находятся в тесном контакте с яичником, это способствует попаданию яйца в трубу (наблюдения на кроликах, свиньях, овцах; Вестман, Фрей). Длинные волны сокращения наблюдаются в яйцеводах, так же как и в матке, в течение всего полового цикла. Во время течки изменяется характер сокращений, они становятся короткими и быстрыми, особенно это выражено в период полного развития фолликулов и в первые дни образования желтого тела, т. е. тогда, когда наблюдается перемещение яиц в яйцеводах (наблюдения на свиньях; Секингер и др.). Введение фолликулярного гормона повышает сократительную способность матки, гормон желтого тела замедляет сокращения (многочисленные исследования, подтвержденные в последнее время А. И. Рождественской, 1947 и Е. Н. Бабенко, 1951). На сократительную способность матки влияют также питуитрин, адреналин, морфин, папаверин, а также витамины (см. литературу и экспериментальные данные А. И. Петченко, 1948).

Механизм сокращения труб и матки еще недостаточно выяснен. Многие авторы пытаются объяснить особенности сокращений влиянием только гормонов. Но эта точка зрения является, несомненно, неверной. Сократительная способность половых путей регулируется нервной системой. В. М. Лотис (1949) достаточно четко показал, что матка обладает хемо-, механо- и терморцепторами, импульсы которых оказывают рефлекторное влияние на важнейшие функции организма: деятель-

ность сердца и сосудистой системы, причем на собаках доказано, что слизистая матки обладает интерорецепторами, импульсы от которых могут доходить до коры головного мозга и образовывать условные временные связи.

Исследования в этом направлении имеют большое значение и должны способствовать разрешению неясных вопросов в процессе размножения.

Исследования эндокринных корреляций показывают, что смена прогрессивных и деструктивных изменений в половых путях самки связана с инкреторной деятельностью яичников. В свою очередь деятельность яичников в значительной мере регулируется гормонами гипофиза¹.

Многочисленные исследования действия фолликулярного гормона и гормона желтого тела не имеют недостатка в сводных обобщениях, опубликованных как в нашей печати, так и за границей. Многие из них снабжены обширной библиографией и одновременно включают оригинальные исследования авторов².

В отношении яичника, как железы внутренней секреции, известно, что основными его инкретами являются фолликулин (эстрон) и гормон желтого тела (прожестерон). Изучение химической природы и биологического действия этих гормонов позволило в значительной мере уяснить ход физиологических изменений, протекающих в половой системе.

Оба гормона действуют на состояние кровеносных сосудов, кровообращение, влияют на моторику труб и матки, на изменение обмена веществ в организме.

Первый период цикла связан с развитием фолликулов в яичниках и действием фолликулярного гормона. Слизистая оболочка матки и половые пути изменяются. В них создаются условия, благоприятные для зачатия. На высоте развития фолликулов бывает ярко выражен весь характерный комплекс изменений, именуемых «течкой». В период течки у животных со спонтанной овуляцией происходит разрыв граафовых пузырьков.

Следующая фаза цикла связана с развитием желтого тела и является периодом, когда на организм одновременно оказывают действие как фолликулярная жидкость, так и гормон образующегося желтого тела, затем один только гормон последнего.

Под влиянием гормона желтого тела нарастают изменения, характерные для начального периода беременности. У небере-

¹ Литературные данные по вопросу о взаимоотношении гипофиза и половых желез приведены в обзоре К. З. Кан (1937), Б. М. Завадовского (1945, 1950) и др.

² См. Л. Л. Окинчиц (1909, 1936, 1940); Н. А. Белов (1910); С. М. Павленко (1936); М. В. Могилев (1939); Е. К. Калантарова (1950); Цондек (1938); А. Т. Камерон (1948) и др.

менных животных этот период определяется как «ложная беременность».

Существование желтого тела связано с развитием оплодотворенного яйца, имплантацией его и соответствующими изменениями слизистой матки. Если оплодотворение не произошло, то вскоре прекращается функция желтого тела и в матке наступают деструктивные изменения. У обезьяны в этот период происходит отторжение гипертрофированной части слизистой матки (менструация). У других животных гипертрофированная часть слизистой матки не отделяется и не выбрасывается из органа, как это имеет место при менструации, но подвергается резорбции.

Роль гипофиза в половом цикле является весьма сложной, еще во многих отношениях невыясненной. В настоящее время эндокринологи склоняются к положению о двойственном характере гонадостимулирующих гормонов (гонадотропинов) и различают фолликуло-стимулирующий и лютеинизирующий гормоны. В ряде экспериментов достаточно четко показана корреляция функций гипофиза и половых желез (опыты с удалением гипофиза и инъекцией гормонов гипофиза). Одновременно установлено, что гормоны яичников влияют на функцию гипофиза. Малые дозы гормона желтого тела стимулируют выделение в кровь лютеинизирующего гормона передней доли гипофиза, а большие дозы тормозят. Фолликулин стимулирует выделение лютеинизирующего гормона (С. М. Павленко, 1936; И. А. Эскин, 1946).

Анализируя многочисленные работы в этом направлении, можно отметить, что многие исследования проведены односторонне и основаны главным образом на данных о действии гормональных факторов как основных, определяющих состояние половой системы.

Во многих исследованиях нервная система и ее основная регулирующая роль оставалась в стороне. Совершенно не принималась во внимание интерорецепция половых органов. Матка в неправильных представлениях Цондека являлась только «рабой» яичников.

В настоящее время имеются новые исследования по изучению роли нервной системы в регуляции физиологической деятельности женской половой системы. Эти работы проводятся в свете изучения нервных и гуморальных механизмов, причем основаны на положениях И. П. Павлова (1940) о том, что каждый орган находится под тройным нервным контролем: нервов функциональных, сосудистых и трофических.

Исследования, проведенные в этом направлении в институте акушерства и гинекологии АМН (Н. М. Гармашева; Е. Ф. Крыжановская, Е. П. Майзель и др., 1950), указывают, что действие эстрогенных веществ зависит от состояния нервной системы.

В физиологии размножения сложный комплекс нервно-гормональных регуляций является еще совершенно неизученным. Проблематичным остается существование специального полового центра в поясничной области спинного мозга и специального центра в головном мозгу.

Вместе с тем, совершенно неверно утверждение некоторых эндокринологов, что половой цикл, связанный с периодическим созревaniem фолликулов в яичниках, происходит автономно, вне зависимости от нервных регуляций. Такой взгляд механистичен и базируется на неправильной трактовке результатов опытов с денервацией и пересадкой яичников. В трансплантах половых желез обнаруживается большое количество нервных волокон и окончаний, через которые осуществляется связь с центральной нервной системой.

У некоторых животных (кролик, кошка) овуляция совершается после полового акта или после сильного полового возбуждения. В этом случае достаточно ярко выступает значение центральной нервной системы в процессе овуляции.

У многих других животных овуляция совершается «спонтанно», однако нет сомнения в том, что здесь также процесс регулируется центральной нервной системой и находится в зависимости от раздражений, поступающих через органы чувств из внешней среды. В этом направлении имеется мало исследований, однако несомненно, что наличие или отсутствие полового возбуждения сказывается на проявлении течки, на времени овуляции и ее продолжительности (А. А. Машковцев, 1940; Розанов, 1954).

Еще мало изучены физиологические отправления половой функции как рефлекторного акта. Исследования, проведенные в этом направлении в ВИЖ'е, имеют огромное значение и открывают широкие перспективы для практики животноводства. Изучение половых рефлексов проведено преимущественно на самцах, но и выяснение роли нервной системы в проявлении половых рефлексов самки весьма важно для понимания процесса размножения и управления им.

МЕТОДЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Многие исследования по физиологии и патологии размножения требуют детального осмотра половой системы животного с последующим гистологическим контролем.

Предварительно о животном должны быть собраны по возможности полные сведения: порода, возраст, упитанность, условия содержания, а в отношении половой функции — число беременностей, время последней охоты, срок покрытия и пр.

Для предварительного изучения состояния полового аппарата весьма полезным является осмотр его при массовых забоях на бойне.

Специальные исследования требуют проведения соответствующих измерений полового аппарата и взвешивания.

При изучении яичников необходимо обращать внимание на их величину, вес, размер фолликулов и желтых тел и их число. Рекомендуются перед фиксацией зарисовать орган и обозначить те участки, которые взяты для гистологического исследования.

В наших исследованиях материал фиксировался в 12-процентном формалине, некоторые кусочки — в жидкостях Ценкера, Флемминга и в АФА (фиксатор Лаврентьева).

Материал подвергался обработке на замораживающем микротоме и заливался в парафин и целлоидин.

В ряде случаев, с целью выяснений состояния яйцевой клетки в фолликуле или разрешения вопроса об овуляции, производилось серийное изготовление препаратов.

Препараты подвергались различным методам окраски: гематоксилином и эозином, железным гематоксилином, пикрофуксином, по Маллери, суданом, шарлахротом, а также импрегнировались серебром.

Для разрешения специальных вопросов производилось прижизненное исследование клеток фолликулярного эпителия и клеток желтого тела.

Применялась мацерация 1%-ной уксусной кислотой и другими жидкостями, в частности раствором (2:1000) формалина. Последним—главным образом для расслоения стенки фолликулов на тонкие пленки, которые затем подвергались импрегнации серебром или специальным окраскам на эластические и клейдающие волокна. Подобным же образом, с целью выяснения механизма разрыва фолликулов, исследовались места свежих разрывов в граафовых пузырьках и места старых разрывов, сохраняющиеся на поверхности желтых тел. На постоянных препаратах-срезах производились различные измерения: определялась толщина оболочек фолликула, измерялись клетки фолликулов и желтого тела, производилось измерение и изучение изменчивости ядер всех вышеупомянутых видов клеток.

Все измерения, за исключением ядер, производились окуляр-микрометром. Ядра измерялись при помощи рисовального аппарата по методу, опубликованному нами раньше (1932). Ядра клеток предварительно зарисовывались на бумагу, а затем на рисунке в каждом ядре при помощи прозрачной миллиметровой линейки производились промеры двух противоположных диаметров. Средняя арифметическая из полученных цифр принималась за величину ядра.

Результаты измерений статистически обрабатывались, после

чего строились вариационные кривые величин ядер. Сопоставление указанных данных по измерению производилось всегда на препаратах, обработанных одинаковым образом для каждого вида животного, а вопрос о соотношении величин ядер клеток в яичнике разрешался на основании измерений, произведенных на одном срезе.

Вариационные кривые, полученные в результате измерений, строились по одному типу, что позволяет сравнить их между собой. Размеры ядер приведены в миллиметрах, причем в переводе на абсолютные величины 1 мм соответствовал 0,48 μ .

Произвести этот трудоемкий анализ мы считали необходимым, так как метод измерения позволяет учесть ряд изменений, которые часто ускользают при обычных исследованиях. Это показано в наших исследованиях (1928—1935), а также в работах Е. М. Вермеля (1932—1935), Н. Р. Царапкина (1935) и др.

Изменения величины клеток и их ядра в фолликулах позволяют более точно установить время произошедшей овуляции.

Для разрешения вопроса о прочности стенки граафова пузырька в яичниках свиней и коров была применена разработанная нами методика определения степени сопротивляемости давлению стенки пузырька при помощи специально сконструированного для этой цели прибора типа тонометра. Это исследование производилось у только что убитых животных.

Примененная методика, в сочетании с микроскопическим исследованием, позволила выявить ряд подробностей, касающихся вопроса об определении степени зрелости граафовых пузырьков, и, кроме того, произвести диагностику начальных стадий кистозного перерождения фолликулов яичника.

Для микроскопического исследования полового тракта из разных его участков (рог, тело матки, шейка, влагалище) вырезаются небольшие кусочки, которые опускаются в формалин или другие фиксаторы.

Для разрешения вопроса о перемещении яиц в яйцеводах и изучения ранних стадий дробления нами была разработана методика исследования труб на непрерывной серии микроскопических препаратов. Впервые эта методика была применена при исследовании яйцеводов коров в совместной работе с А. А. Герасимовой и М. Я. Соловей (1940). Для получения серийных препаратов яйцевод осторожно освобождается от связок и измеряется, а затем свертывается спирально в улитку вокруг тонкого стержня (спички), вставленного в картонную пластинку. Сверху диска накладывается вторая такая же пластинка, и яйцевод опускается в фиксатор. Диаметр диска зависит от длины и толщины яйцевода. У коровы и свиньи свернутый яйцевод имеет диаметр около 2,5 см, толщина диска—0,5 см. Материал удобнее всего заливать в целлоидин. Яйца обнаруживаются на срезах толщиной 50—100 микронов. При свертыв-

вании яйцевода в улитку всегда необходимо обозначить маточный отдел яйцевода как внутренний конец спирали.

Упрощая метод, мы сочли возможным яйцеводы крупных животных (коровы, свиньи) после измерения разрезать на 2 части и из этих частей отдельно готовить улитки. В этом случае диски получаются меньше, что облегчает исследование.

Разработанный метод позволяет не только обнаружить яйца в яйцевод, но одновременно установить их положение и относительное размещение в трубах. Следует отметить, что иногда в яйцеводах обнаруживаются небольшие кисты и участки изменения слизистой, которые не видны при обычном осмотре труб, однако эти кисты задерживают перемещение яйцеклеток. Серийное изготовление препаратов позволяет обнаружить эти еще мало изученные патологические явления.

Для прижизненного исследования яйцеклеток и их обнаружения в фолликулах удобен метод прокола фолликула, разработанный А. В. Квасницким (1950).

О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ПОЛОВОГО АППАРАТА СВИНЬИ

Половой аппарат свиньи развит значительно более, чем у других парнокопытных. Это своеобразие полового аппарата, объясняемое многоплодностью животного, особенно резко выражается как в строении яичников, так и матки. Достаточно указать, что в яичниках свиньи одновременно созревает и овулирует до 20 фолликулов, а иногда и больше¹.

Размеры матки также являются весьма показательными. Согласно данным анатомии (А. Ф. Климов и А. Г. Акаевский, 1951), матка взрослой свиньи имеет неразделенную часть — шейку длиной 15—18 см, тело — до 5 см и разделенную — рога, достигающие 100—200 см и больше.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ЭМБРИОНОВ И ПОРОСЯТ ДО ПЕРИОДА ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ

Наиболее полно развитие гонад у эмбрионов свиньи прослежено К. К. Скробанским (1903). Разработанный им материал охватывает все стадии развития зародыша.

Половая дифференцировка в индифферентной закладке начинается у зародыша 18—20 мм длины и бывает уже отчетливо выражена у зародыша 4 см длины. В этом раннем периоде женские половые железы несколько отстают в своем развитии от мужских. Различие между внутренним и внешним слоями в яичниках выступает не так резко, как в мужских

¹ Акад. Н. М. Кулагин (1936) упоминает о случае, когда при вскрытии супоросной матки им было обнаружено в рогах 43 эмбриона.

железах. Паренхимные элементы яичника образуют отдельные группы, но они не так плотно прилегают друг к другу, как в мужских половых железах. У зародыша 4 см длины в яичниках уже отчетливо выступают паренхимные элементы и ясно выражены мозговые тяжи. Корковый слой состоит из паренхимных клеток и нежной соединительной ткани, разделяющей их на группы. Яйцеклетки в краевом слое становятся заметными в период, когда начинают исчезать мозговые тяжи. У зародыша 5 см длины в краевой зоне выделяются овогонии и эпителиальные клетки, которые в более позднее время преобразуются в гранулезу фолликула.

На этой же стадии у зародыша 5 см длины в яичники вырастают кровеносные сосуды и соединительная ткань выявляет строму. У зародыша 11 см длины в эпителии заканчивается образование овогониев и начинается разрастание пфлюгеровских тяжей. У эмбрионов 20 см длины овогонии занимают периферию яичника. Они лежат здесь в два или три слоя. У зрелого плода в 25 см длины в глубине коркового слоя видны первичные фолликулы.

Согласно данным Матзуяма (1933), начало образования пфлюгеровских тяжей начинается в яичниках эмбриона в возрасте 34—35 дней (зародыш 3,25 см длины). У эмбриона 9 см длины тяжи уже хорошо выражены. Примордиальные фолликулы, расположенные на периферии яичника, имеются уже у эмбриона 11 см длины. В этой форме фолликулы остаются до рождения. Соединительнотканная строма яичника в эмбриональном периоде рыхла, богата клетками и бедна волокнами. Сосуды в яичниках впервые появляются у эмбрионов 7 см длины.

После рождения у поросят начинают развиваться примордиальные фолликулы и к 30-му дню жизни в яичниках уже имеются яйцевые клетки, окруженные оболочкой.

Автором отмечено, что во время эмбриональной жизни в процессе развития фолликулов преобладают прогрессивные явления в форме новообразования фолликулов. После рождения примордиальные фолликулы показывают частично прогрессивные изменения, частично регрессивные. Процесс новообразования фолликулов выражен слабо.

О постэмбриональном развитии яичников свиньи и о времени появления в них фолликулов с полостью сообщает Казидо (1935). У поросят в возрасте 7 недель начинается дифференцировка фолликулов и в то же время появляются фолликулы, имеющие многослойную гранулезу. Первые фолликулы с полостью отмечены у поросят 11 недель; однако закономерно и в большем количестве везикулярные фолликулы появляются в яичниках поросят на 15-й неделе жизни. К этому времени происходит заметное увеличение яичников в объеме и их усиленная васкуляризация.

Наличие достаточно полных литературных данных о развитии и строении яичников эмбрионов и неполовозрелых свиней позволяет нам только коротко остановиться на собственных наблюдениях.

Нами исследовано 30 эмбрионов, взятых у свиней различного срока беременности, и 25 поросят в возрасте от 1 дня до наступления половой зрелости.

На основании этого материала мы прежде всего имеем возможность подтвердить наблюдения Скробанского, что в яичниках плодов второй половины беременности, а также в яичниках новорожденных поросят имеются только первичные фолликулы.

В процессе развития половой системы свиньи не наблюдается таких резких скачкообразных увеличений яичников, как это описано у плодов лошади.

Изучение структуры яичников эмбрионов не дает никаких оснований предполагать, что у супоросной свиньи увеличенное выделение с мочой гормона (фолликулина) связано с развитием половых желез плодов.

Исследование половой системы новорожденного поросенка показывает, что главная масса яичников содержит примордиальные фолликулы, занимающие всю зону коркового вещества.

По своему строению матка эмбрионов второй половины беременности мало чем отличается от матки новорожденного поросенка.

Рога имеют вид очень тонких трубочек с незначительным круглым просветом. На поперечном разрезе рога матки новорожденного поросенка видно, что слизистая не имеет желез и выстлана цилиндрическим эпителием. Мышечные слои уже развиты. Интересно отметить, что яичники свиньи в эмбриональном периоде не содержат фолликулярного гормона.

В отношении постэмбрионального развития половой системы свиньи мы можем отметить, что наши данные несколько отличаются от вышеприведенных данных Казиды.

Мы могли обнаружить яйцевые клетки, окруженные многослойным фолликулярным эпителием, в яичниках поросят уже в возрасте 8—9 дней. Количество таких фолликулов невелико, и они располагаются на границе между корковым и мозговым веществами.

С возрастом в яичниках поросят число фолликулов с многослойной гранулезой увеличивается. У трехнедельных поросят их уже много; эти фолликулы подвергаются атрезии раньше, чем в них образуется полость. Матка трехнедельных поросят уже имеет сильно развитые железы.

Первые фолликулы, имеющие небольшую полость, появляются у поросят в возрасте 2 месяцев, а пузырьки, видимые простым глазом, значительно позже, на 4—5-м месяце жизни.

Эти данные совпадают с наблюдениями П. Н. Кудрявцева (1948), проведенными на большом поголовье свиней крупной белой породы. В яичниках поросят до шестимесячного возраста отсутствуют желтые тела, т. е. овуляция не происходит, хотя у некоторых поросят иногда наблюдалось состояние «охоты».

Кроме этих общих замечаний, основываясь на своих препаратах, мы можем отметить, что в первые дни жизни в яичниках поросят довольно резко выражена гибель яйцевых клеток. У поросят 8—9 дней на периферии коркового слоя яичника располагаются яйцевые клетки группами по 10—12 клеток и больше. Эти группы окружены нежной соединительной тканью. Некоторые клетки имеют на периферии уплощенный фолликулярный эпителий, другие остаются «голыми». Большинство этих «голых» яйцевых клеток выявляет все признаки дегенерации. Клетки же, окруженные фолликулярным эпителием, сохраняются нормальными. У поросят на 3-й неделе жизни голые яйцевые клетки исчезают и остаются только примордиальные фолликулы.

Ввиду отсутствия литературных данных об иннервации яичников свиньи, мы подвергли импрегнации как яичники эмбрионов, так и яичники поросят различного возраста.

Примененные нами способы импрегнации серебром в модификации проф. Лаврентьева и по Перицу дали аналогичные результаты.

На ранних стадиях развития у эмбрионов в корковом веществе яичников нам не удалось обнаружить нервных волокон. В яичниках плодов второй половины беременности были выявлены нервные волокна в воротах. Эти волокна входили в орган вместе с кровеносными сосудами, причем в период, когда в мозговом веществе были обнаружены кровеносные сосуды с ясно выраженной мышечной оболочкой, количество нервных волокон увеличивалось.

В яичниках поросят нервные волокна были обнаружены как в корковом, так и в мозговом веществе. Количество волокон, входящих в орган и разветвляющихся в его строме, увеличивалось с возрастом. У 1,5—2-месячных поросят на толстых срезах в некоторых случаях удавалось проследить ход безмякотных нервных волокон на довольно значительном расстоянии. Более толстые пучки нервов мозгового вещества отдавали волокна в корковое вещество. Здесь волокна разветвлялись в строме в пределах, где располагались более крупные фолликулы, причем некоторые волокна сильно изгибались и, отдавая веточки к наружной стенке фолликула, терялись в соединительной ткани. На периферии яичника и в белочной оболочке у поросят указанного возраста нервные волокна не были обнаружены.

У поросят старшего возраста, 5—6 месяцев, когда в их

яичниках было уже много фолликулов, видимых невооруженным глазом, количество нервных волокон значительно увеличивалось. В мозговом веществе удавалось импрегнировать очень мощные пучки нервов. Немало волокон было обнаружено и в корковом слое. Некоторые тонкие волокна проникали через всю толщу коркового слоя, изгибались здесь между примордиальными фолликулами, образовывали петли, давали тонкие отростки к наружной оболочке фолликула и, наконец, подходили к белочной оболочке и терялись на самой периферии яичника.

Подводя итог исследованию по иннервации яичника поросят, мы можем констатировать усиление снабжения нервами органа с возрастом. Нервы входят в яичник вместе с сосудами, иннервируют их, посылают веточки к наружной стенке фолликула, ветвятся в строме и там заканчиваются.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ВЗРОСЛЫХ СВИНЕЙ

Наступление половой зрелости у свиней культурных пород в условиях нормального содержания и кормления совпадает с возрастом 5—6 месяцев. Однако, по указаниям зоотехнии, к оплодотворению допускаются подсвинки в возрасте не менее 10 месяцев при условии хорошего развития (Б. Б. Волкопьялов, 1950). К этому времени свиньи обычно достигают общей физиологической зрелости и у них устанавливается регулярный половой цикл.

Согласно многочисленным исследованиям, продолжительность полового цикла у свиньи варьирует в пределах от 18 до 25 дней. По данным А. В. Квасницкого (1950), у многоплодных свиней цикличность выражена более четко, чем у молодых, отклонения от средних величин (19—21 день) бывают реже. Свинья способна к оплодотворению в течение всего года, однако по силе проявления течки у свиньи в году можно выделить два периода: весну и осень.

По наблюдению П. Н. Кудрявцева (1948), охота у свиней более ярко выявляется весной и продолжается дольше (до 6 дней). Это явление автор связывает со стимулирующим влиянием тепла и света.

Половая жизнь свиньи длится недолго: в возрасте 6—8 лет животное уже теряет способность к оплодотворению и вступает в климактерический период.

В течение полового цикла свиньи А. В. Квасницкий выделяет 4 периода: 1) период предтечки (2—3 дня), характеризующийся началом половой активности; в яичниках в это время происходит рост фолликулов, половой аппарат гиперемирован; 2) период течки, который у свиньи обычно длится 3—4 дня, причем в последние 2 дня бывает выражена «охота»; овуляция

происходит через 20—24 часа от начала охоты или через 40—50 часов, от начала течки; 3) период послетечковый, характеризующийся быстрым развитием желтых тел и изменениями в матке, связанными с имплантацией яиц; 4) период покоя, длящийся 8—10 дней и характеризующийся наличием в яичниках желтых тел, находящихся в стадии расцвета, а затем подвергающихся обратному развитию.

Основываясь на морфологических исследованиях, мы в наших работах (1936, 1938) тоже выделили в течение полового цикла свињи четыре указанных выше периода. Фаза «предтечки» характеризуется бурным ростом фолликулов в яичнике.

И. М. Родин (1938), изучивший половой цикл свињи, указывает, что процесс роста фолликулов и созревание яйцеклеток может нормально протекать только при условии правильного кормления и содержания животного. По данным Родина, охота у свиней чаще длится 2—3 дня. Овуляция происходит через 24—28 часов от начала охоты, но бывает и позднее.

Изучению внутренних процессов, происходящих в половой системе свињи во время эстрального цикла, посвящено сравнительно немного работ. Корнер Г. (1915—1921) дает морфологический анализ состояния яичников и матки свињи в различные периоды сексуального цикла.

Быстрое увеличение в объеме фолликулов начинается незадолго до начала течки, за 2—3 дня. В этот период фолликулы достигают максимума развития, и их диаметр доходит к началу течки до 0,8—1,0 см. Во время течки происходит разрыв фолликулов. После овуляции графовы пузырьки спадаются, а затем превращаются в желтые тела.

Развитие и увеличение в объеме желтых тел продолжается в течение 7 дней, на 8-й день желтые тела достигают своего полного развития, и в это время их диаметр возрастает в среднем до 1 см. В таком виде, если не произошло оплодотворение, желтые тела продолжают существовать до 15-го дня, после чего начинается их быстрое обратное развитие. Ко времени новой овуляции желтые тела превращаются в небольшие (0,5—0,4 см в диаметре) шаровидные белого цвета образования, исчезающие в следующие дни цикла.

Характерные циклические изменения наблюдаются также в яйцеводах, матке и во влагалище.

Микроскопическое строение половых путей свињи можно представить в следующем виде.

Яйцеводы свињи в абдоминальном отделе образуют бурсу, охватывающую яичник. Бурса у свињи, по нашим данным, представляет тонкую прозрачную, легко растягивающуюся пленку, в которой различают характерные слои брюшины. Бурса с наружной поверхности покрыта мезотелием; под ним соединительная ткань образует нежный слой из правильно ориентированных коллагеновых волокон, затем располагается

крупнопетлистая сеть эластических волокон. Глубокий слой построен из рыхлой ткани, содержащей сосуды и нервы. Нервы хорошо выявляются на препаратах, просветленных слабой уксусной кислотой. Они идут параллельно сосудам (рис. 1). В этом слое выделяются пучки гладких мышечных волокон.

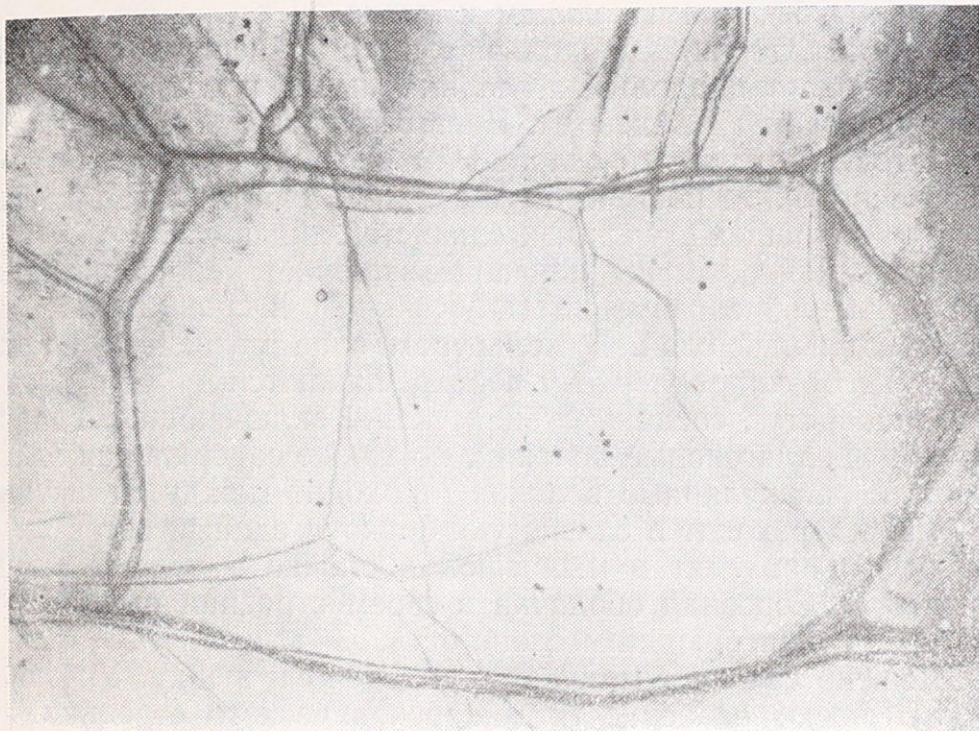


Рис. 1. Бурса свиньи. Нервные волокна по ходу кровеносных сосудов.

Яйцеводы свиньи имеют длину 20—30 см. У многорожавших свиней яйцеводы длиннее, чем у нерожавших. Слизистая яйцеводов лишена подслизистой и образует многочисленные продольные складки, имеющие сильно развитые вторичные складки. Основные складки, повидимому, проходят спирально, что выражено при изучении продольных срезов. Основа слизистой—соединительная ткань, более рыхлая у основания складок. Здесь входят кровеносные сосуды, разветвляющиеся во вторичных складках, гладкие мышечные волокна и нервы.

Слизистая покрыта призматическим эпителием с выраженной пограничной мембраной. Характер эпителия меняется в различные периоды функционального состояния половой системы. Призматическая форма эпителия особенно четко выступает у основания складок, причем во все периоды обнаруживаются клетки, имеющие реснички. Местами между реснитчатым эпителием имеются палочковидные клетки, лишенные ресничек. Изменения, происходящие в строении эпителия, могут быть выявлены при исследовании слизистой на всем протяжении.

нии яйцевода. Местами эпителий теряет реснички и выявляются секреторные клетки.

Сильно выраженная складчатость слизистой яйцевода видна как на поперечных, так и на продольных срезах (рис. 2).

Гладкие мышечные волокна слизистой яйцевода проникают сюда из мышечной оболочки, причем они более развиты в участке трубы, примыкающем к матке.

При исследовании продольных срезов яйцеводов свиньи выявляется пласт продольных гладких мышц, расположенных по длине почти всего яйцевода. Из этого пласта, относящегося к слизистой, проходят в складки мышечные волокна. Эти мышечные волокна, повидимому, должны играть большую роль в ритме сокращений складок слизистой яйцевода.

Мышечная оболочка яйцевода включает хорошо выраженный кольцевой слой мышц (внутренний) и сравнительно тонкий продольный слой. В кольцевом слое мышечные волокна имеют косое направление и перекрещиваются.

Волокнистая соединительная ткань, включающая главным образом коллагеновые волокна, но также содержащая эластические и ретикулярные волокна, проходит между мышечными слоями и переходит в слизистую, образуя единый остов трубы.

Сосуды проходят в мышечной оболочке и отдают ветви в слизистую. Серозная оболочка в своем строении выявляет характерную для брюшины слоистость.

В матке свиньи различают рога, тело и шейку. Указанные отделы имеют особенности микроскопического строения.

В рогах имплантируются яйца и происходит развитие плодов. Слизистая рога матки образует складки, покрытые однослойным призматическим эпителием. На препаратах выявляется базальная мембрана. Высота и характер эпителия изменяются в различные периоды полового цикла. Однослойность эпителия четко выявляется в межтечковом периоде (на 10-й—11-й день после овуляции). Во время течки эпителий имеет вид многорядного, причем среди клеток встречаются фигуры деления, что более выражено в первые дни после течки.

За эпителием следует соединительная основа, богатая клеточными элементами. Глубже слизистая имеет волокнистый характер с преобладанием коллагеновых волокон, оплетающих сосуды и железы.

В слизистой проходят кровеносные сосуды, причем более крупные из них идут продольно рогу. Здесь же располагаются маточные железы. Среди них можно выделить короткие железы, расположенные близко к поверхности слизистой, и длинные трубчатые, сильно извитые, основание которых достигает мышечного слоя.

Эпителий желез во все периоды полового цикла отличается от покровного эпителия. Он более низкий с ядрами, оттесненными к основанию клеток.

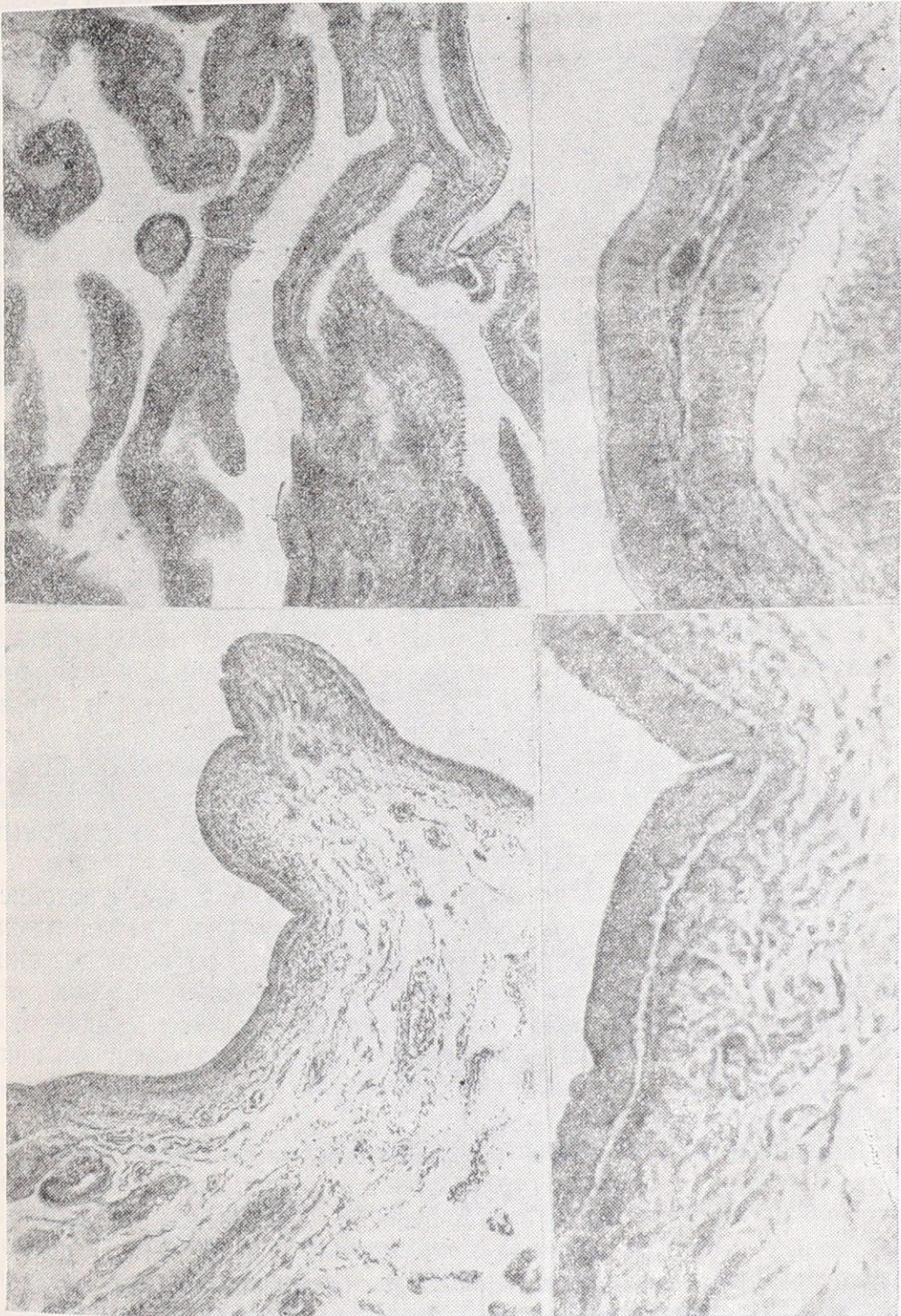


Рис. 2. Верхний снимок: продольный срез яйцевода свиньи; между складками—яйцеклетка. Нижний снимок: поперечный срез рога матки свиньи.

Во время течки наблюдается гиперемия слизистой, ее набухание и разрастание желез. Вследствие этого изменяется характер всей слизистой. На 8-й—10-й день после овуляции слизистая образует более выраженные складки.

Слизистая шейки матки тоже образует продольные складки, покрытые призматическим эпителием. Маточные железы отсутствуют.

Мышечная оболочка матки свиньи имеет основных два слоя: внутренний, более развитый, кольцевой и наружный — продольный. Между этими слоями мышц проходят сосуды. Данные анатомии о распределении мышечных волокон в матке свиньи весьма ограничены и требуют дополнительных исследований. Строение серозы и ее изменения во время течки и беременности представлены в нашей работе (Б. Хватов и Н. Кузнецов, 1935). Основные данные приведены выше (стр. 22).

Слизистая влагалища свиньи выстлана многослойным плоским эпителием (рис. 3). Такой же эпителий покрывает преддверье влагалища, причем в слизистой обнаруживаются лимфатические узлы. Эпителий во время течки становится толще, после течки наблюдается отторжение поверхностных уплощенных клеток.

В слизистой преддверья влагалища проходит много нервных волокон. Здесь же обнаруживаются характерные для полового аппарата нервные окончания — генитальные тельца и пуговчатые окончания в эпителии (рис. 4).

Для общей характеристики состояния полового аппарата у свиньи в различные периоды полового цикла мы приводим таблицу 1, составленную нами на основании литературных данных и собственных наблюдений.

Из таблицы видно, что диагностика того или другого периода эстрального цикла у свиньи может быть установлена довольно точно на основании морфологического исследования половой системы. Особенно показательным является взаимоотношение размеров желтых тел и фолликулов. Эти данные могут служить указателем для определения стадий полового цикла у свиньи в тех случаях, когда исследователь работает с мало известным материалом бойни.

Особое значение имеет определение состояния течки. У свиньи признаки этого периода обычно достаточно четко выражены и позволяют выделить животное на основании осмотра наружных половых органов и поведения («охота»). Диагностика же других периодов цикла на основании одного только осмотра животного весьма затруднительна. Мак-Кензи (1927), описывая картину вагинальных мазков, указывает, что учет соотношения лейкоцитов и эпителиальных клеток в слизи позволяет более или менее определенно судить о стадии цикла.

Признавая справедливым целый ряд замечаний этого автора, мы все же считаем, что предложенный им метод диагностики стадий полового цикла еще нельзя признать удовлетво-

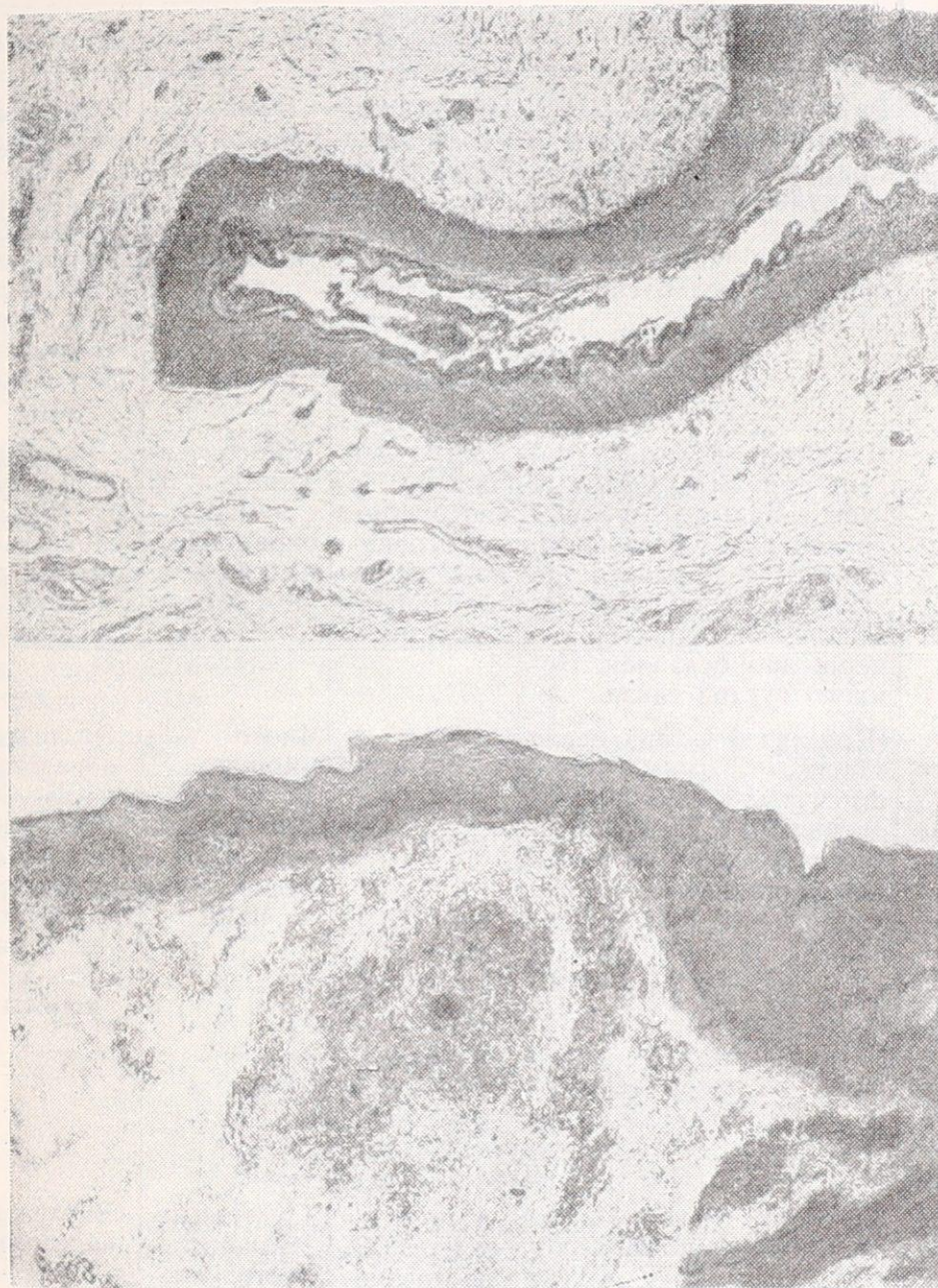


Рис. 3. Покров влагалища и преддверье влагалища свиньи.

рительным. Такой анализ у свиньи, вследствие анатомических особенностей строения ее полового аппарата, мы провести при помощи обычного мазка не можем.

Возможно, что взятие только большого количества слизи и последующая ее обработка (центрифугирование, размещение остатка и затем приготовление мазка) дадут более

Циклические изменения

Стадия цикла	Состояние полового тракта	Характер слизи (мазок)		Микро
		из преддверья	из вагины	преддверья
Течка	Ранняя стадия (первые признаки „охоты“). Срамные губы опухшие, мускулы преддверья расслаблены. Вульварно-вагинальный сфинктер совершенно ослаблен. Слизь немного	Много полиморфноядерных лейкоцитов. Много эпителиальных клеток с ядрами и немного ороговевших	Немного лейкоцитов. Немного ороговевших эпителиальных клеток	Эпителий образован из 8—11—15—22 слоев клеток. Базальная мембрана выражена; в стро-ме отдельные лейкоциты
Течка	Поздняя стадия (2-й день „охоты“). Срамные губы вялые. Мускулы преддверья ослаблены. Слизистая красная и влажная. Вульварно-вагинальный сфинктер совершенно ослаблен. Немного густой слизи	Много лейкоцитов. Немного почти ороговевших эпителиальных клеток	Много лейкоцитов и немного окрашивающихся эозином эпителиальных клеток	Эпителий образован из 10—20 слоев клеток. В стро-ме много лейкоцитов
После течки с 4-го по 7-й день	(Пример: 4-й день после течки). Срамные губы стиснуты, мускулы преддверья ослаблены, слизистая розовая и влажная, мало слизи	—	Много лейкоцитов. Много эпителиальных клеток, лежащих группами	Эпителий образован из 25—24 слоев клеток. Базальная мембрана отсутствует. В эпителии лейкоциты
После течки с 8-го по 10-й день		—	—	—
После течки с 10-го по 15-й день	(Пример: свинья, убитая на 12-й день после „охоты“). Срамные губы сокращены. Мускулы преддверья напряжены. Стенки розовые и влажные. Ограниченное количество слизи	Немного лейкоцитов. Много эпителиальных клеток с ядрами.	Отдельные лейкоциты. Эпителиальные клетки окрашиваются основными красками	Эпителий образован из 8—11—26 слоев клеток. В стро-ме много лейкоцитов
После течки с 15-го по 20-й день		—	—	—

Таблица 1

в половой системе свиньи

скопическое строение		Яичники	Неоплодотворенное яйцо	Оплодотворенное яйцо
влагалища	матки			
Эпителий образован из 8—12—15 слоев клеток. В строении сосуды расширены. Много лейкоцитов	Эпителий эстрального типа вакуолизирован. В поздней стадии митозы. Миграция лейкоцитов	Расширенные фолликулы. Зрелые до 1,0 см в диаметре	Созревание в фолликулах	Созревание в фолликулах
Эпителий образован из 10—17 слоев клеток. Базальная мембрана слабо выражена или отсутствует. Лейкоциты между клеток эпителия. В строении их мало	—	Овуляция. Ранняя стадия образования желтого тела	В трубах	В трубах. Первые стадии дробления
Эпителий образован из 25—15 слоев клеток. Клетки отпадают. В строении немного лейкоцитов	Эпителий цилиндрический. Митозы. Внедрение эозинофилов в строение	Развитое желтое тело	Яйца в матке. Дегенеративные изменения	Движение в матке. Дробление
—	Высокий цилиндрический эпителий, активная секреция. Митозов нет. Многочисленные эозинофилы в строении	Полное развитие желтого тела	—	—
Эпителий образован из 3—6 слоев клеток. Базальная мембрана выражена неясно. В строении мало лейкоцитов	Низкий цилиндрический эпителий. Клетки изменены	Развитое желтое тело	—	Имплантация
—	У небеременных низкоцилиндрический эпителий, митозы. Миграция лейкоцитов; у беременных цилиндрический высокий эпителий	У небеременных обратное развитие желтого тела. У беременных продолжение развития желтого тела	—	Имплантация и образование амниона

точную характеристику секрета и то при учете процентного содержания отдельных клеточных элементов.

Предварительное массовое исследование полового аппарата взрослых свиней нами было произведено в различные времена года на бойнях Московского и Симферопольского мясокомбинатов.

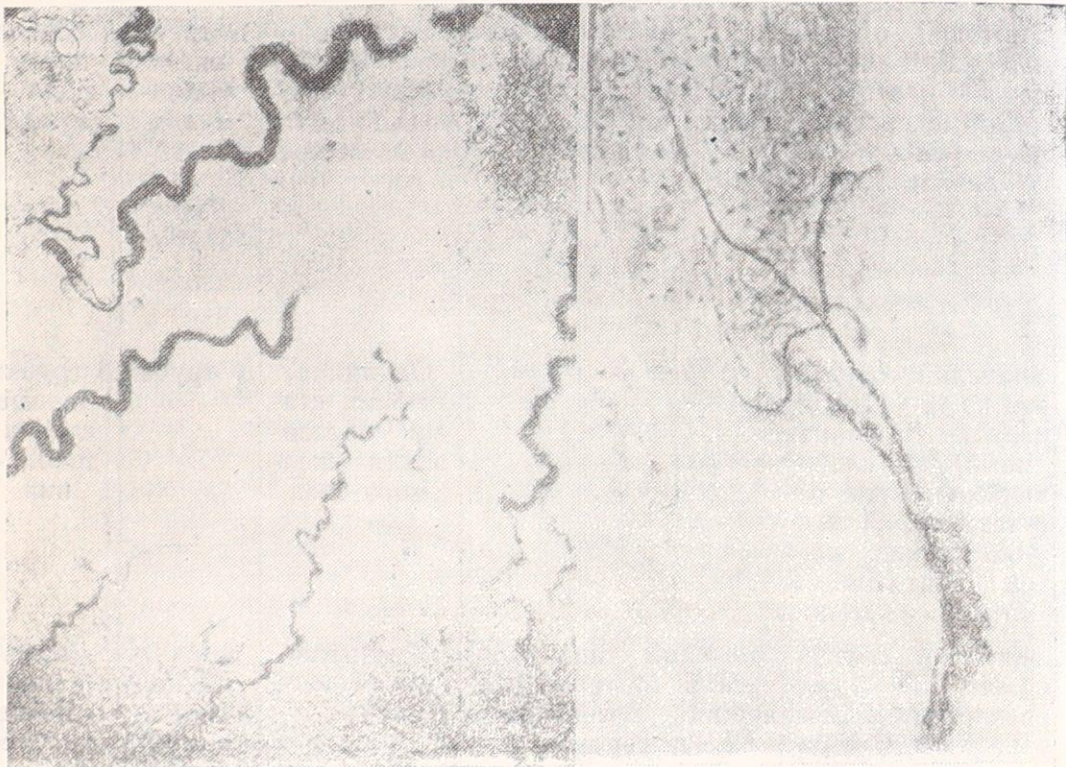


Рис. 4. Фото. Преддверье влагалища свиньи. Нервные волокна и нервные окончания в эпителии.

Быстрый убой и механизированная разделка туш позволяли собирать одновременно материал от больших партий свиней (до 100 голов ежедневно).

Учет материала производился после распределения его на три основные группы. В них вошли: 1) молодые нерожавшие свиньи; 2) свиньи стандартного веса (120—140 кг); 3) много-рожавшие свиньи большого веса.

Половой аппарат животных подвергался осмотру, а в ряде случаев измерению. Преимущество такого массового исследования заключалось в том, что оно позволяло учесть ряд подробностей в сумме, обычно ускользающих при исследовании единичных особей и даже небольших специально отобранных групп.

Излагая наши наблюдения, мы не будем останавливаться на детальной характеристике материала бойни. Подобное исследование может явиться самостоятельной темой актуального значения при условии полного учета патологических изменений половой системы свиней.

Круг вопросов, который требовал разрешения, касался главным образом выяснения границы между нормой и патологией в состоянии половой системы, особенно яичников.

Нас интересовали возрастные изменения полового аппарата, картина овулировавших фолликулов, кровоизлияния в графовых пузырьках, а из патологических форм—кистозные изменения в яичниках.

Основываясь на произведенных наблюдениях, мы прежде всего отметим, что во всякое время года среди убойного материала можно найти свиней, находившихся в любой стадии полового цикла. Какие-либо «выдающиеся периоды» течки на убойном материале установить трудно. Повидимому, выделение периодов особенно резко выраженной течки (весна и осень) связано с проявлением «охоты», более ярко выступающей в указанные времена года. Супоросные свиньи также попадают в любое время года.

Возрастные изменения в половом аппарате свиней выступают достаточно четко. У свиней молодых, малого веса (40—50 кг) небольшие яичники. Они содержат фолликулы, достигающие в диаметре до 0,5—0,6 см. Эти фолликулы располагаются главным образом на периферии органа. Мозговое вещество в яичниках слабо развито.

При наличии фолликулов в яичниках часто отсутствуют желтые тела, а матка не имеет характерных признаков течки.

Были случаи убоя молодых свиней в период течки и овуляции. Как правило, яичники молодых свиней имеют значительно меньшее число созревших фолликулов и желтых тел, чем яичники взрослых свиней.

Попадались молодые свиньи, у которых можно было обнаружить в каждом яичнике только 1—2 желтых тела. Кистозно измененные фолликулы в яичниках молодых свиней встречаются, но чрезвычайно редко.

У свиней, имеющих вес 120—140 кг, половой аппарат уже вполне развит. В яичниках обычно насчитывается большое количество желтых тел и фолликулов. Яичники больше и имеют резко выраженную бугристость. На разрезе они выявляют развитое мозговое вещество.

Матка у свиней этого веса сильно варьирует в размерах, и у рожавших она больше, чем у нерожавших. Наибольшего развития половая система достигает у свиней большого веса. Часто рога матки имеют длину до 2—2,5 м, а яичники весят до 15 г каждый.

Обычно в таких яичниках имеются желтые тела трех генераций. Количество желтых тел каждой генерации может достигать до 20, а иногда и больше.

Во время осмотра полового аппарата всех вышеуказанных групп свиней было обращено внимание на взаимоотношение в яичниках фолликулов и желтых тел.

Зрелые фолликулы с диаметром 0,7—1,0 см встречаются в яичниках в период, когда размер желтых тел падает до 0,4—0,3 см.

Размер зрелых фолликулов варьирует в пределах 0,7—1,2 см в диаметре, но цифры 0,7—0,8 см являются наиболее частыми. У свиней старшего возраста зрелые фолликулы больше (1,0 см). Пузырьки с диаметром, превышающим 1,2 см, за редким исключением, следует считать кистами. Кисты яичника часто не превышают по своей величине нормальных фолликулов, и в этом случае макроскопическая диагностика затруднительна, особенно тогда, когда в яичниках имеются желтые тела в стадии обратного развития (с диаметром менее 0,5 см).

С целью дифференциальной диагностики кист, а также с целью определения степени зрелости граафовых пузырьков мы применили метод определения сопротивления, которое оказывает стенка фолликула давлению извне. Это позволило выяснить ряд подробностей, касающихся отличия небольших кист от фолликулов.

Фолликулы в различные периоды полового цикла выдерживают разное давление. Обычно фолликулы с диаметром 0,5—0,6 см в межтечковом периоде выдерживают давление, равное 400—500, редко 600 г. Подобное же давление выдерживают фолликулы несколько большего размера, находящиеся в стадии интенсивного роста.

Зрелые же фолликулы перед овуляцией разрываются от малейшего соприкосновения и не выдерживают давления более 150 г. Иная картина наблюдается при исследовании кист; последние выдерживают давление значительно большее, чем фолликулы любых стадий развития.

Нами наблюдались случаи, когда в яичниках большая часть фолликулов разрывалась от небольшого давления, а 1—2 пузырька выдерживали давление 800 г и больше. Микроскопическая диагностика подтвердила, что первые фолликулы имели нормальное строение, вторые же являлись кистами.

Были также случаи, когда в одном яичнике только один фолликул выдерживал большое давление и диагностировался как киста, в другом же яичнике были обнаружены 5—6 больших бесспорных кист.

Основываясь на вышеприведенных цифровых данных, мы с большей уверенностью можем говорить, что рост нормального фолликула доходит до 1,0 см в диаметре.

После овуляции фолликулы спадаются и уменьшаются в объеме. Мы неоднократно повторяли опыты Мак-Кензи и раздували недавно вскрывшиеся фолликулы, нагнетая в них при помощи шприца воду. Обычно величина распавшихся таким образом фолликулов равнялась 0,8—0,9 см. Эти цифры также вполне согласуются с вышеуказанными—данными о нормаль-

ной величине зрелого фолликула. В большинстве случаев место бывшего разрыва у недавно вскрывшихся фолликулов отчетливо выступало на поверхности. Края разрыва были спаяны и не пропускали воду.

Кровоизлияния в полость фолликула во время овуляции— явление нередкое, и его нельзя признать отклонением от нормы. Однако степень кровоизлияния бывает различной. Обычно вскоре после разрыва в полости фолликула остается немного жидкости, и она смешана с кровью. Такие фолликулы сейчас же после овуляции имеют диаметр 0,5—0,6 см. В случае же с сильным внутренним кровоизлиянием разорвавшийся фолликул наполняется кровью и растягивается.

Подобные фолликулы встречаются чаще у свиней большого веса. Однако процесс лютеинизации и в этих фолликулах протекает достаточно интенсивно. Мы наблюдали желтые тела в стадии образования, полость которых была выполнена сгустком крови.

Желтые тела в зависимости от возраста изменяют окраску. В первые дни после овуляции они имеют синевато-красный цвет вследствие гиперемии кровеносных сосудов, оплетающих все образование в виде сети. Обычно в таких телах еще часто отчетливо выступает место бывшего разрыва.

На разрыве эти желтые тела отчетливо выявляют кайму из лютеинизирующихся клеток, а внутри имеют полость, заполненную прозрачной жидкостью или кровью. Цвет желтых тел с возрастом переходит в розовый и, наконец, в белый. Белые желтые тела обычно компактны и не имеют полости, места разрывов на их поверхности не выделяются.

Старые желтые тела небольшого размера и на разрезе имеют желтоватый оттенок.

Ограничиваясь этими данными, мы перейдем к описанию нашего основного материала.

Микроскопические изменения в половом аппарате свиней, убитых в различные функциональные периоды, приведены ниже.

Основные наши исследования, сопровождавшиеся микроскопическим анализом, были проведены на свиньях крупной белой породы, находившихся в нормальных условиях содержания. Об их половой продуктивности и цикле имелись основные сведения. Животные убивались после предварительного осмотра и опробования хряком.

Половая система свиней, убитых в период течки

Период течки у свиньи охватывает следующие овариальные процессы: 1) окончательный рост и дифференцировку фолликулов, 2) овуляцию и 3) раннюю стадию образования желтого тела.

В начальном периоде «охоты» убито 9 свиней, живой вес которых колебался в пределах 110—140 кг. Состояние полового аппарата: влагалище и губы гиперемированы, матка плотная, гиперемирована, яичники варьируют в размере и весят 4—6 г. Они содержат зрелые фолликулы (0,8—1,0 см в диаметре) в количестве 5—8 в каждом яичнике. Старые желтые тела (диаметр 0,3—0,4 см) в стадии обратного развития. Крупные фолликулы выдерживают давление 300—350 г. (В каждом яичнике исследовано для определения степени сопротивляемости давлению 2—3 фолликула, остальные использованы для микроскопического исследования).

В конце периода «охоты» убито 11 свиней. У 5 свиней яичники содержали зрелые фолликулы с диаметром 0,8—1,0 см и старые желтые тела с диаметром 0,3—0,4 см. Однако фолликулы у этих свиней разрывались от давления в 50—100 г и находились в предовуляционной стадии.

У 6 свиней была обнаружена овуляция. В каждом яичнике овулировало от 6 до 9 фолликулов. Они спаслись и их края имели фестончатый вид, полость заполнена жидкостью с небольшой примесью крови.

Анализируя вышеприведенные данные и наблюдения, проведенные на массовом материале бойни, можно отметить, что внешне яичники свиней во время течки несколько варьируют в размерах, в зависимости от числа фолликулов и желтых тел, а также степени развития стромы. Однако взаимоотношение величин диаметров графовых пузырьков и желтых тел указывает на значительную однородность картины.

У всех животных в яичниках имеются зрелые фолликулы, а желтые тела с диаметром 0,3—0,4 см находятся в стадии обратного развития.

В начальном периоде «охоты» заканчиваются рост и дифференцировка группы фолликулов, которые должны овулировать в ближайшие же часы.

Определение степени сопротивляемости давлению извне позволило отметить, что в это время графовы пузырьки в яичниках одних свиней выдерживают давление, равное 300—350 г; фолликулы такой же величины в яичниках других свиней разрываются от малейшего прикосновения или давления в 50—100 г. Естественно предположить, что последние находятся в «предовуляционной стадии», весьма близкой к моменту разрыва.

Перейдем к описанию микроскопических препаратов. Яичники всех упомянутых свиней представляют в общем довольно однородную картину, позволяющую указать на некоторые особенности в строении этого органа у свиньи.

На поверхности яичников всюду хорошо сохраняется эпителиальный покров (рис. 5), причем в углубленных местах между выдающимися фолликулами клетки имеют кубическую

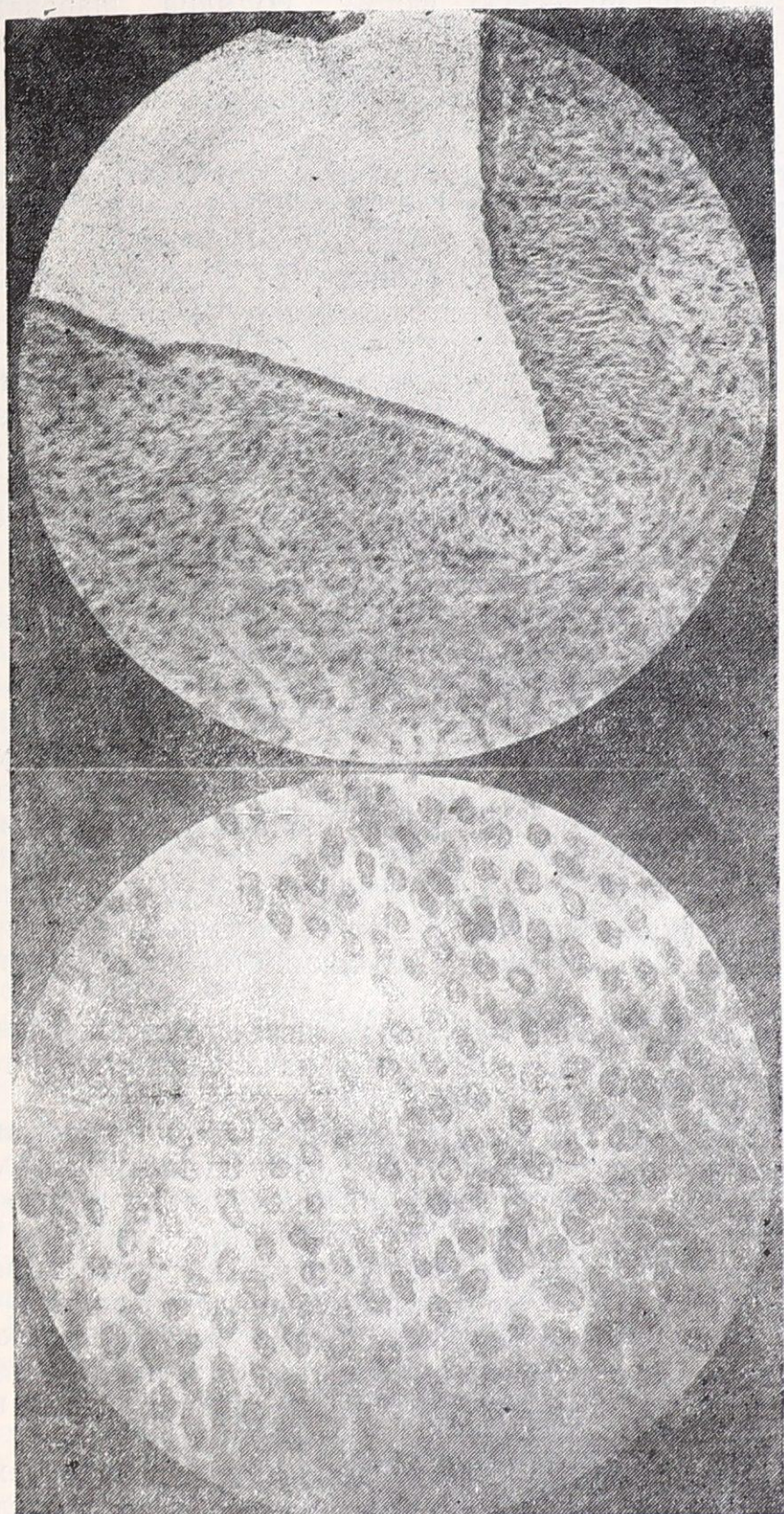


Рис. 5. Эпителиальный покров яичника свиньи 8 лет (срез) и эпителиальный покров яичника молодой свиньи (пленка).

и даже цилиндрическую форму. Их ядра, шаровидной или овальной формы, часто полиморфны. Поверхность выступающих фолликулов покрыта уплощенными клетками. Эта картина достаточно постоянна для яичников свиней различного возраста (даже старых) и особенно четко выявляется на плоскостных препаратах. Мы отмечаем этот факт, так как в литературе имеется ряд указаний, будто бы у некоторых животных (крупный рогатый скот, зубр, слон) эпителий отсутствует (Н. М. Кулагин, С. Е. Отрошкевич). Белочная оболочка на обычных срезах сравнительно нерезко выражена и своими волокнами переходит в строуму яичника, но на плоскостных расслоенных препаратах, особенно вблизи фолликула или в его стенке, выявляет достаточно характерное строение из наружного слоя коллагеновых волокон, перекрещивающихся под острым углом, и внутреннего слоя с взаимно перпендикулярной ориентировкой волокон. В стенке фолликула, в белочной оболочке, как было показано нами раньше (1935), ветвятся кровеносные сосуды и попадают гладкие мышечные волокна.

Корковый слой яичника содержит примордиальные фолликулы и граафовы пузырьки различной величины.

Примордиальные фолликулы имеют диаметр 35—40 микронов. Яйцевая клетка в них окружена уплощенными фолликулярными клетками. Фолликулы с диаметром 85 микронов выстланы кубическими клетками, расположенными в один ряд. Фолликулы большей величины (около 500 микронов в диаметре) имеют уже полость и окружены тонкими волокнами наружной оболочки. В корковом слое имеются фолликулы в различных стадиях атрезии, а также желтые тела с диаметром 0,4—0,3 см, находящиеся в глубоких стадиях обратного развития.

К зрелым фолликулам надо отнести пузырьки с диаметром 0,8—1,0 см. Зрелый фолликул в начальной стадии течки построен следующим образом.

Выдающаяся на поверхности яичника истонченная и прозрачная часть фолликула покрыта уплощенными многогранными клетками, которые особенно хорошо видны на плоскостных препаратах. Некоторые из этих клеток лишены ядер, у других (большинство) ядра сохранены и имеют резко выраженную полиморфию. Кнаружи от эпителия располагаются соединительнотканые оболочки фолликула и белочная оболочка.

На срезах в истонченных местах эти оболочки неразличимы, но на расслоенных препаратах каждая из них выявляет свою характерную структуру.

В краевых частях стенки фолликула граница между оболочками выступает более отчетливо, особенно там, где встречаются небольшие сдавленные фолликулы.

Внутренние оболочки фолликула — соединительнотканная *theca interna* и эпителиальная (гранулеза) на этой

стадии развития пузырька в значительной мере развиты, но не всюду одинаково. Вблизи истонченной части фолликула они тоньше. *Th. interna* представлена в виде светлых клеток, несколько вытянутой или полигональной формы, с ядрами, богатыми хроматином. Между клетками располагается тонкая сеть ретикулярного типа волокон. Эта сеть волокон на границе с фолликулярным эпителием переходит в тонкую и неясно волокнистую, кажущуюся бесструктурной мембрану. Между клеточными элементами располагаются многочисленные капилляры.

Фолликулярный эпителий образован из 10—12 слоев клеток, причем наружные клетки имеют цилиндрическую форму. Фигур деления, сравнительно со стадией роста фолликулов, мало. В результате измерений толщины стенки в истонченных местах граафова пузырька этого периода получены следующие цифры: гранулеза — 100 микрон, сосудистая оболочка — от 30 до 50 микрон, наружная соединительнотканная и белочная оболочки (вместе) — от 90 до 100 микрон.

Разрывая при помощи иглы стенку подобного фолликула, можно видеть, что вместе с фолликулярной жидкостью из полости выбрасывается зрелая яйцевая клетка, окруженная фолликулярными клетками холмика. Все вышеизложенное о строении фолликула характеризует его как вполне зрелое образование.

Распределение липоидов в таком фолликуле дает следующую картину: клетки *thecae internae* заполнены довольно крупными каплями, окрашивающимися шарлахротом и суданом III. Клетки фолликулярного эпителия содержат мельчайшие липоидные включения. Их больше в клетках, примыкающих к текальной оболочке.

Зрелые фолликулы, имеющие указанное строение, выдерживают все же значительное давление, равное 300—350 г.

Последующая стадия дифференцировки фолликула представлена на микрофотографиях (рис. 7) и характеризуется нами как «предовуляционная». Подобная картина наблюдалась у свиней, убитых в периоде ярко выраженной «охоты». Внешне яичники этих свиней ничем не отличались от яичников свиней предыдущей стадии. Под микроскопом в корковом и мозговом веществе можно было отметить только выраженную гиперемию. В строении же зрелых фолликулов этого периода заметны резкие изменения.

При осмотре в лупу в стенке зрелых фолликулов выделяется совершенно прозрачное и лишенное сосудов место (*stigma*), расположенное иногда в центре, иногда сбоку выпуклости. Расслоение показало, что эта часть фолликулов в основном построена из перекрещивающихся волокон соединительной ткани.

На срезах видно, что в этом месте истончена *th. interna*,

а фолликулярный эпителий иногда совершенно отсутствует. В остальных участках фолликула *th. interna* растянута и собрана в складки, ее сосуды расширены и наполнены кровью. Гранулеза тоже собрана в складки, что придает стенке фолликула фестончатый характер (рис. 7, 8).

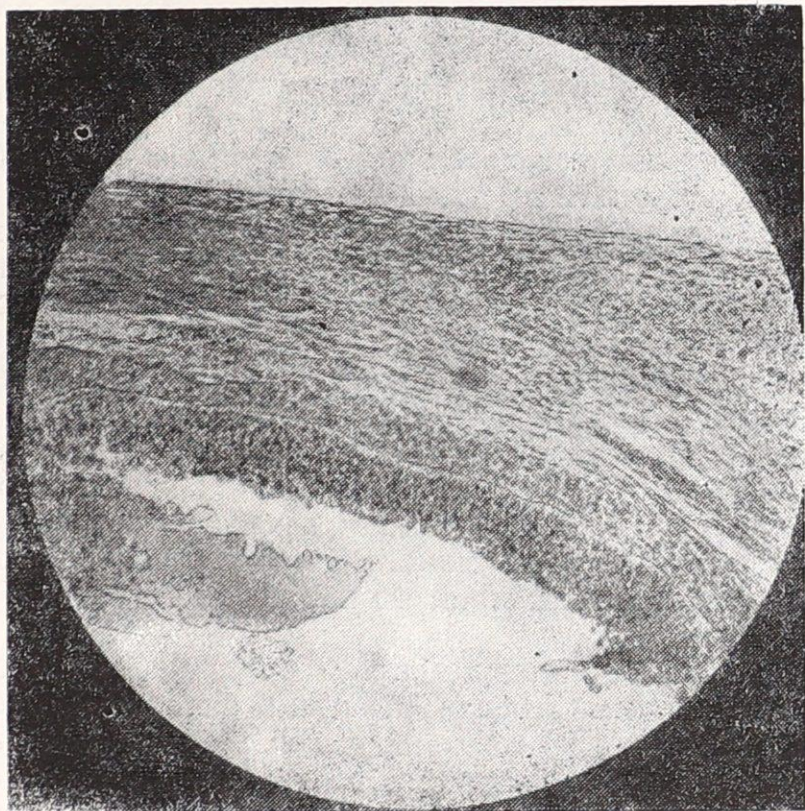


Рис. 6. Стенка зрелого фолликула из яичника свињи.

Текальные клетки кажутся гипертрофированными: они богаты липоидами и похожи на лютеиновые.

Клетки фолликулярного эпителия на этой стадии развития фолликулов не изменены и не имеют тех характерных признаков лютеинизации, которые были отмечены Буэном и Анселем (1908) в зрелых фолликулах собаки, а также в яичниках лисицы (А. А. Какушкина и М. Я. Соловей, 1937).

Изменения в строении стенки фолликула в этой предовульгационной стадии можно объяснить резкой гиперемией кровеносных сосудов. Расширяясь, сосуды собирают в складки *thecae internae*, которая тянет за собой фолликулярный эпителий, обнажая в верхней части фолликула место разрыва.

Фолликулы, имеющие указанное строение, разрываются от незначительного давления.

Эти наблюдения позволили нам указать, что существенным

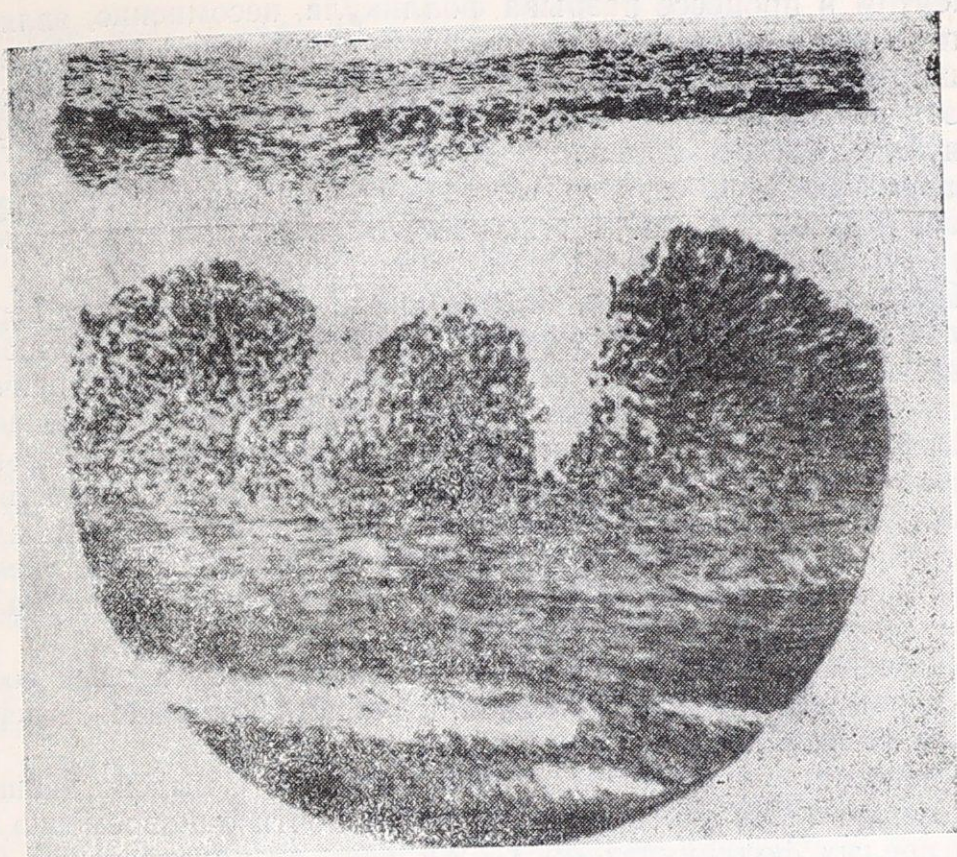


Рис. 7. Стенка фолликула свињи в „предовуляционной“ стадии.



Рис. 8. Стенка фолликула в „предовуляционной“ стадии;
большое увеличение.

моментом в процессе разрыва фолликула, несомненно, является гиперемия яичников (Б. П. Хватов, 1939, 1954). Вследствие расширения кровеносных сосудов в средней оболочке фолликула эта оболочка собирается в складки и влечет за собой гранулезу. Таким образом, в верхней стенке фолликула, лишенной сосудов, остается истонченное место, где отсутствует тургор клеток. В этом участке обычно происходит разрыв, вернее, расхождение взаимно перекрещивающихся волокон.

Описанные изменения, наступающие в фолликулах перед овуляцией, наблюдались нами и у других животных (корова, овца). В тех случаях, когда вследствие тех или других причин не наблюдалась перестройка фолликула, они не овулировали и выявлялись в яичниках как большие атретические пузырьки. Механическое давление вследствие нарастания жидкости в фолликуле не вызывает его разрыва. После инъекций гонадостимулирующих гормонов наблюдается часто быстрое увеличение фолликулов, которые в 2—3 раза превышают нормальные и не разрываются.

Приведенные наблюдения о состоянии кровеносных сосудов перед разрывом фолликулов подчеркивают значение нервной системы в процессе овуляции.

Овуляция у свиньи наступает спонтанно. Согласно данным Г. Корнера (1917), разрыв происходит почти одновременно во всех зрелых фолликулах на 1—2-й день от начала течки. Об этом же говорят исследования Льюис (1911), в опытах которого у свиней, вскрытых через 30—48 часов после начала охоты, в яичниках имелись уже овулировавшие фолликулы, а у свиней, убитых до 30 часов, разрывов не было. М. Купфер (1920) предполагает, что разрыв фолликулов происходит в значительной мере неодновременно.

А. В. Квасницкий, основываясь на исследованиях Маньковской (1949), указывает, что фолликулы у свиней разрываются неодновременно, овуляция длится 10—15 часов.

На основании наших исследований мы не имеем возможности определить в часах время вскрытия граафовых пузырьков; однако установление факта, что фолликулы в период течки изменяют свое строение и соответственно этому разрываются от различного давления, указывает на зависимость наступления овуляции от целого ряда факторов, подготовляющих к разрыву фолликулы и вызывающих их разрыв.

Наши дополнительные наблюдения, проведенные на молодых свиньях (8-месячного возраста), впервые покрытых хряком, показали, что у одной свиньи через 43 часа от начала охоты все фолликулы в яичниках (7 и 4) овулировали. Они имели совершенно одинаковый вид и микроскопическое строение. Яйца находились в яйцеводах, лежали близко друг к другу. У второй свиньи такого же возраста, убитой через 66 часов от начала течки, в обоих яичниках были обнаружены

молодые желтые тела (7 и 5), имеющие одинаковый вид и строение, но в левом яичнике был обнаружен фолликул 0,8 см в диаметре, имеющий нормальный вид, с блестящей и прозрачной стенкой. Микроскопическое исследование показало, что он находился в начальной стадии атрезии. В яйцеводах у этой свиньи были обнаружены дробящиеся яйца. Надо полагать, что овуляция у этих свиней произошла через 25—30 часов от начала охоты, причем фолликулы овулировали почти одновременно. Данное наблюдение показывает, что для разрешения вопроса о состоянии фолликулов необходимо проводить в каждом случае микроскопическое исследование.

У многорожавших свиней овуляция, возможно, происходит позже. У свиней, убитых через 50—60 часов от начала охоты, мы наблюдали свежие желтые тела и 1—2 фолликула большой величины, находящиеся в стадии атрезии.

При наличии у свиньи спонтанной овуляции сроки ее, несомненно, могут варьировать, причем покрытие, особенно молодых животных, должно рассматриваться как сильный раздражитель нервной системы, отражающийся на овуляции и ее сроках.

Строение только что овулировавшего фолликула представлено на микрофотографии (рис. 9). Мы видим, что его оболочки собраны в складки вследствие спадания фолликула. Кровеносные сосуды расширены. Фолликулярный эпителий сохранен. Текальные клетки наполнены жиром и отчетливо выявляют кайму (рис. 9).

Разрывом фолликула и начальной стадией дифференцировки его элементов при переходе в желтое тело заканчивается период течки.

Выше было упомянуто, что яичники свиней, убитых в период течки, содержат, помимо зрелых фолликулов, еще старые желтые тела и фолликулы, находящиеся в разных стадиях атрезии. Желтые тела периода течки на препаратах представляются уплотненными соединительнотканными образованиями, имеющими диаметр 0,3—0,4 см.

Они окружены еще волокнами фиброзной оболочки и находятся в глубокой стадии обратного развития; более подробно мы остановимся на его строении ниже, при изложении последовательных изменений в желтом теле в период его регрессии.

Период после течки. Этот период полового цикла наступает вскоре после овуляции. У свиньи прекращается половое возбуждение, и она отгоняет самца. В это время в яичниках происходит образование желтых тел, а в матке перестраивается слизистая, подготавливаясь к восприятию плодных яиц.

У свиньи период формирования желтых тел длится 7—8 дней, и начальные фазы развития их можно проследить у животных, убитых в конце «охоты» и в первые дни после течки.

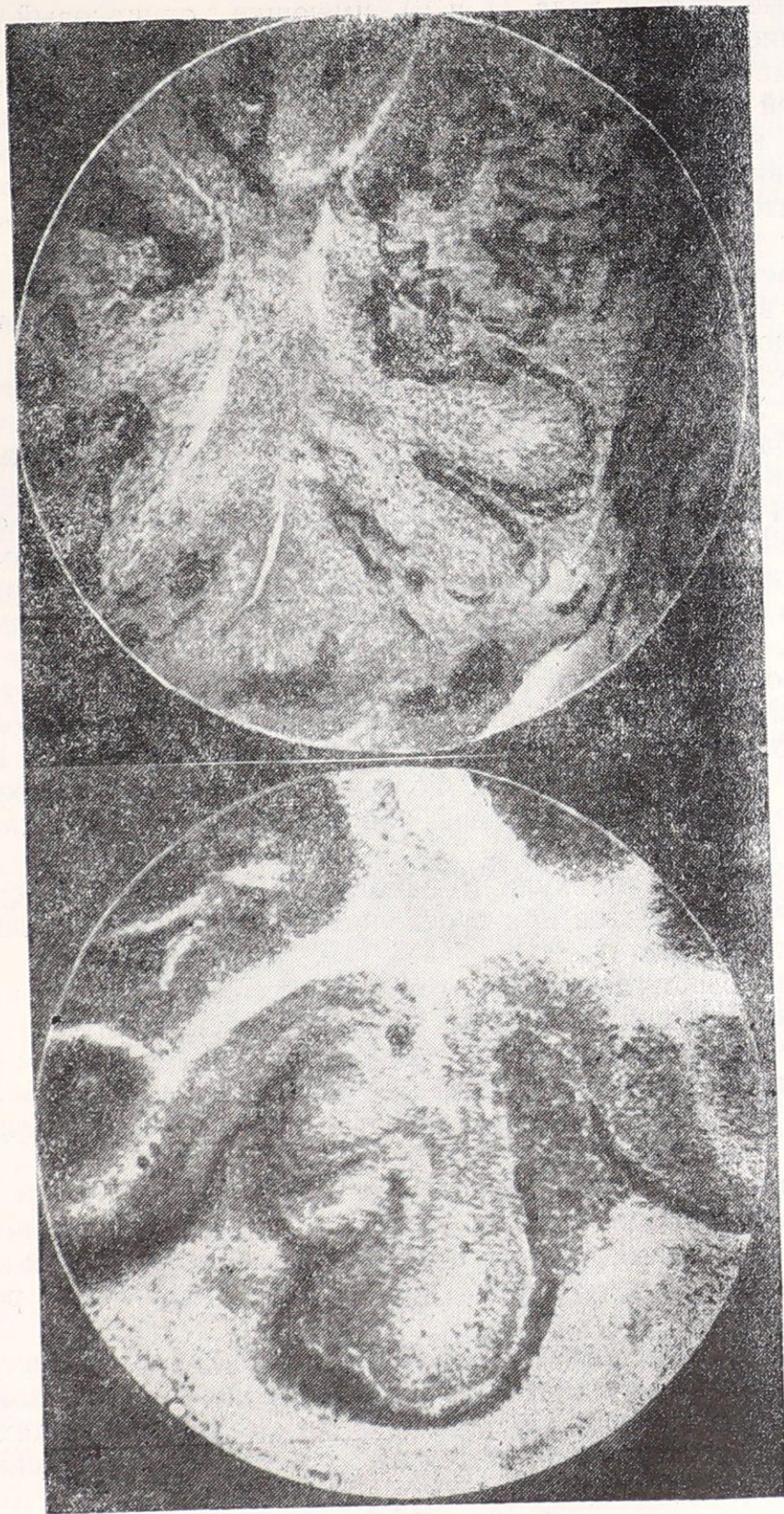


Рис. 9. Вверху: овулировавший фолликул из яичника свиньи. Расширенные кровеносные сосуды. Внизу: овулировавший фолликул. Текальные клетки содержат жировые включения (окраска шарлахрот).

По вопросу о генезе желтого тела имеется большая литература. Данные, специально посвященные генезу желтого тела у свиньи, включают старые работы, авторы которых рассматривали желтое тело как образование, развивающееся за счет элементов соединительнотканых оболочек фолликула, гранулеза погибает (Бенкизер, 1884). Г. Корнер (1916—1921) доказывает, что истинные лютеиновые клетки желтого тела образуются из клеток фолликулярного эпителия.

В отношении общих данных, касающихся возрастных изменений желтого тела, Корнер указывает, что появление сосудов между измененными клетками гранулезы в развивающемся желтом теле происходит на 3 — 4 день после течки, а к 8-му дню желтое тело достигает уже полного развития.

Наши наблюдения охватывают материал, взятый в различные периоды формирования желтых тел.

У свиней, убитых в конце охоты и в первые 1—2 дня после ее окончания, в яичниках выделялись образующиеся желтые тела, до 10 в каждом яичнике. Они на разрезе имели полость, наполненную жидкостью и кровью. Края образующихся желтых тел фестончаты. Кроме этого, в яичниках выделялись небольшие фолликулы с диаметром 0,2—0,3 см и старые желтые тела с диаметром 0,3 см.

У свиней, убитых на 3-й день после течки, образующиеся желтые тела тоже имели полость, но $\frac{1}{3}$ их массы представляла кайму из лютеиновой ткани. У свиней, убитых на 5 — 6-й день после течки, в яичниках были желтые тела с диаметром 0,9—1,0 см, имеющие небольшую полость; $\frac{3}{4}$ образования было занято лютеиновой тканью. Старые желтые тела не превышали в диаметре 0,2 см.

У свиней, убитых через 6—7 дней после течки, желтые тела заканчивали процесс своего развития. Фолликулы в яичниках не превышали в диаметре 0,4 см.

Путем изучения микроскопических препаратов было установлено, что развитие желтых тел начинается сейчас же после разрыва фолликула. Его оболочки собраны в складки, причем во всех случаях хорошо сохранена гранулеза и отчетливо отграничивается от соединительнотканых оболочек фолликула. Текальные клетки содержат липоиды и гипертрофированы. Фолликулярные клетки увеличиваются в объеме, но незначительно. Митозы в фолликулярном эпителии на этой ранней стадии развития желтого тела весьма редки. Несомненно, что некоторые из клеток фолликулярного эпителия гибнут, особенно в краевой зоне и часто в тех местах, где вследствие сильных кровоизлияний гранулеза отслаивается от *th. internaе*. Ядра этих клеток находятся в состоянии пикноза; однако таких клеток немного.

Между текальными клетками разрастаются капилляры, и

одновременно видно, что в этом периоде вглубь образования проникает соединительная ткань.

Часто в желтых телах этой стадии можно наблюдать сильную гиперемию сосудов *th. internaе*.

У свиней, убитых в первые 1—2 дня после «охоты», уже резко заметна гипертрофия клеток фолликулярного эпителия. В плазме этих клеток появляются вакуоли. В этот период можно встретить единичные митозы в фолликулярном эпителии и митозы в клетках соединительной ткани. Кайма из клеток эпителия сглаживается. Граница между гранулезой и *th. internaе* ступеневывается. Между фолликулярными клетками проникают нежные тяжи соединительной ткани, а в последующей стадии между клетками фолликулярного эпителия развиваются капилляры. Одновременно с тяжами соединительной ткани вглубь образования проникают текальные клетки. Однако на препаратах оба вида клеток (фолликулярные и текальные) легко различимы. Различие в клетках сохраняется в течение дальнейшего развития желтого тела.

Процесс гипертрофии текальных клеток заканчивается, в то время как фолликулярные клетки продолжают увеличиваться в объеме, превращаясь в типичные лютеиновые клетки.

У свиней, убитых на 3-й день после течки, желтые тела на периферии имели ясно выраженную широкую кайму из богатых липоидами лютеиновых клеток, а в центре еще оставалась полость, выполненная жидкостью с примесью крови и фибрина.

В последующие дни продолжается дальнейшая дифференцировка лютеиновых клеток и уменьшение центральной полости. В желтых телах на 6-й день после течки лютеиновые клетки округлены; между ними уже развиты капилляры. Вблизи тяжей соединительной ткани и на периферии желтого тела располагаются мелкие текальные клетки. Со стороны фиброзной оболочки в глубину желтого тела проникают тяжи соединительной ткани, богатые фибробластами, за счет которых и образуется остов желтого тела. Эта же соединительная ткань заполняет центральную полость желтого тела.

Во время развития желтого тела постепенно изменяется его наружная поверхность. Утолщается фиброзная оболочка, а кроме того, закрывается путем образования своеобразного рубчика место разрыва в фолликуле.

Мы даем последовательные микрофотографии, иллюстрирующие различные моменты образования рубчика за счет фиброзной оболочки фолликула.

Сейчас же после овуляции отверстия, образовавшиеся в стенке фолликула, замыкаются пробкой фибрина. Эта пробка препятствует кровотоку в том случае, когда фолликул наполняется кровью (рис. 10). Если кровоизлияние во время овуляции было небольшое, то место разрыва имеет вид

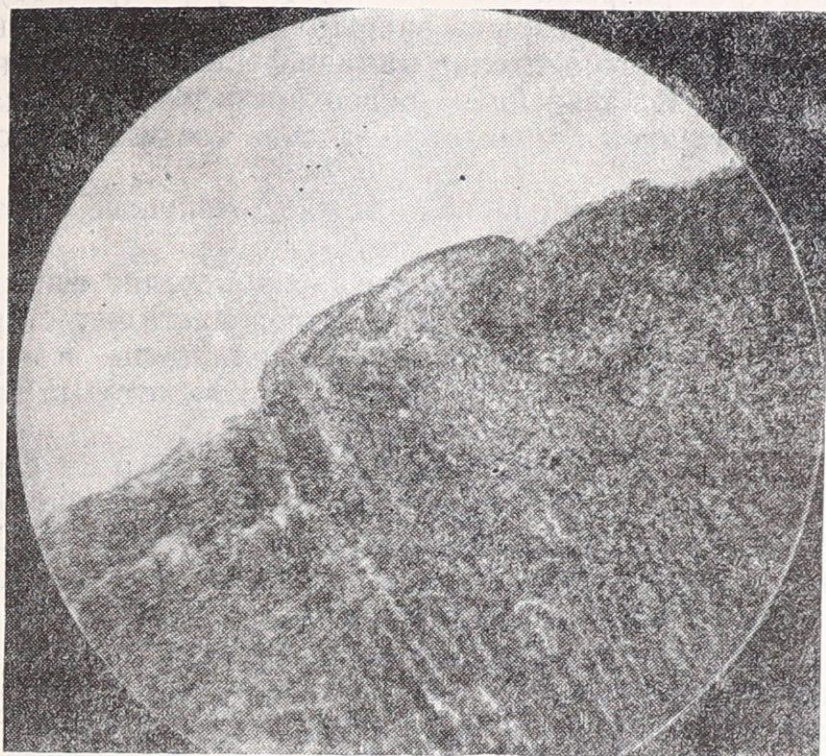


Рис. 10. Место разрыва фолликула. Пробка фибрина.

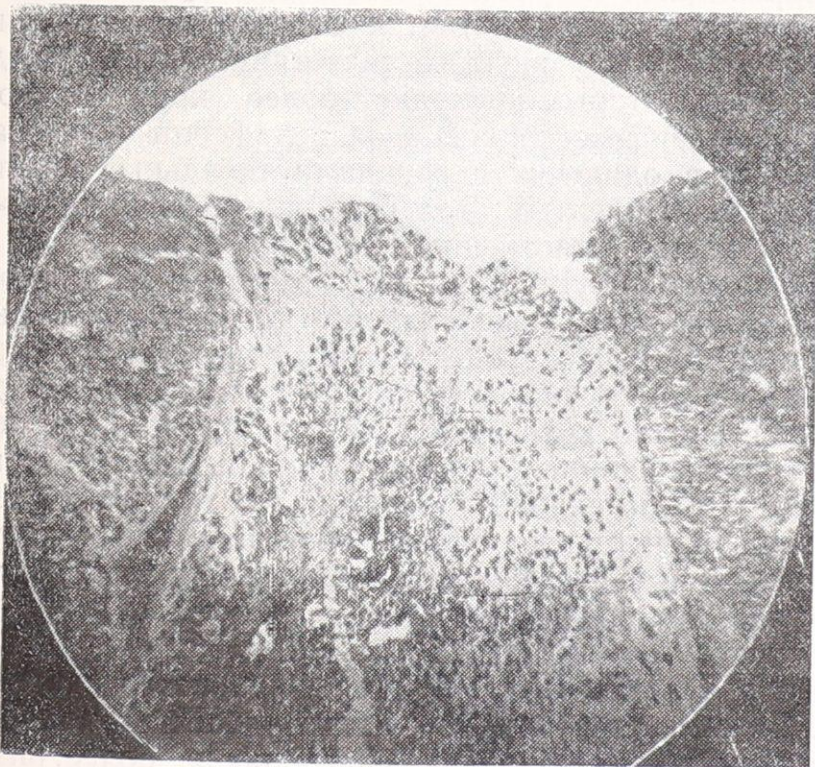


Рис. 11. Место разрыва фолликула. Кратер.

кратера. Края разрыва слегка втянуты внутрь (рис. 11). Фолликул спался. Место разрыва закрыто пробкой фибрина; клетки фолликулярного эпителия на периферии значительно гипертрофированы. В дальнейшем поверхность разрыва сглаживается и окончательно замыкается за счет соединительнотканых волокон.

Сейчас же под оболочкой лежат типичные лютеиновые клетки.

В послетечковом периоде, когда происходит формирование желтых тел, яичники свиней всегда содержат еще старые желтые тела и небольшие фолликулы. Фолликулы в первые дни после течки имеют диаметр 0,2—0,3 см. Некоторые из них находятся в различных стадиях атрезии.

Более крупные фолликулы диаметром в 0,5 см появляются к концу периода формирования желтых тел. Однако многие из них также имеют характерные признаки атрезии. Слизистая матки в этом периоде извилиста и покрыта высоким цилиндрическим эпителием. Среди клеток часто попадаются фигуры деления. Железы в слизистой сильно развиты.

Половая система свиньи в период между 9-м и 16-м днями после течки характеризуется внешним состоянием «покоя». В яичниках имеются большие, уже сформировавшиеся желтые тела и фолликулы с диаметром 0,5 см.

Главная масса желтых тел построена из лютеиновых клеток, шаровидных и сравнительно бедных хроматином. Между лютеиновыми клетками ветвятся многочисленные капилляры. С периферии к центру желтого тела тянутся тяжи соединительной ткани, в которых проходят более крупные кровеносные сосуды. Вблизи этих тяжей и на периферии образования располагаются в одиночку и группами текальные клетки. Центральная часть желтых тел содержит соединительнотканное, уже значительно уплотненное ядро.

Однако эту структуру желтых тел ни в коей мере нельзя считать стабильной даже на короткое время. Из дня в день в желтых телах происходят сложные изменения, проследить которые весьма трудно. Тем не менее, учитывая распределение липоидов, можно констатировать, что процесс перестройки в желтых телах направлен с периферии к центру. Липоиды находятся то в лютеиновых клетках, то в клетках текального происхождения, однако обычно состояние всех желтых тел в яичнике одно и то же. К концу периода протоплазма текальных клеток всегда содержит крупные гранулы, окрашивающиеся шарлахротом.

Матка у свиньи между 8—14—15 днями после течки извилиста. Ее слизистая покрыта цилиндрическим, но, сравнительно с предыдущей стадией полового цикла, более низким эпителием.

Предтечка. Период обратного развития желтых тел и рост

фолликулов. Процесс обратного развития желтых тел в яичниках свиньи начинается внезапно и протекает очень быстро. Поэтому первые структурные изменения трудно уловимы. Они начинаются на 15 — 16-й день после течки. В течение 2 — 3 дней размер желтых тел уменьшается до 0,6 — 0,5 см в диаметре.

Нами был изучен большой материал (в общей сложности около 100 свиней, находившихся в этой стадии цикла). Из общего количества можно было выделить 2 случая, когда желтые тела в яичниках свиней несомненно находились в начальных стадиях обратного развития. Сюда следует отнести также свиней, специально убитых на 15-й и 16-й дни после течки. Их яичники содержали желтые тела 0,9 — 0,8 см в диаметре и фолликулы с диаметром 0,5 — 0,6 см. Наиболее ранние изменения в желтых телах отмечены у свиньи, убитой на 15-й день после течки: некоторые из лютеиновых клеток были уменьшены в объеме; немного сморщены; их ядра пикнотически изменены.

Повидимому, некоторое уменьшение в объеме желтых тел произошло за счет уменьшения объема этих дегенерирующих клеток, причем соединительнотканная основа желтых тел выступала на препаратах более рельефно. Капилляры спались. Текальные клетки были всюду хорошо сохранены. На периферии образования описанная картина выступала более четко, чем в центре, где оставались еще прекрасно сохраненные лютеиновые клетки. Процесс обратного развития желтых тел начинается с периферии и, прогрессируя, направляется к центру. В этом начальном периоде обратного развития желтые тела сравнительно бедны липоидами. Окраска шарлахом показывает, что жир располагается главным образом в текальных клетках и только в очень немногих лютеиновых клетках — в виде более крупных гранул.

В дальнейшем лютеиновые клетки продолжают исчезать. В яичниках свиньи, убитой на 17-й день после течки, желтые тела хотя и имели еще значительный объем (0,7 — 0,65 см), но уже не содержали сохранившихся лютеиновых клеток. На препаратах только кое-где попадались сморщенные ядра и остатки клеток, повидимому, интенсивно подвергающиеся резорбции.

Главная масса желтых тел была соединительнотканной, причем еще нельзя было говорить о ее гиалиновом перерождении. Все соединительнотканые элементы были прекрасно сохранены. В желтых телах выделялись сравнительно крупные сосуды. Вблизи тяжей соединительной ткани и на периферии образований выделялись хорошо сохранившиеся текальные клетки. Их протоплазма содержала жир.

Ко времени новой овуляции объем желтых тел уменьшается до 0,5 см в диаметре. Они представляются уплотненными

образованиями, ограниченными еще от стромы яичника волокнами фиброзной оболочки (рис. 12). Окраска на жир выявляет текальные клетки. Они несколько вытянуты в радиальном направлении и содержат более крупные жировые капли. Подобные желтые тела часто сдавливаются растущими фолликулами и образующимися новыми желтыми телами и принимают несколько изогнутую или сплюснутую форму. К концу второго полового цикла они, сливаясь со стромой яичника, совершенно исчезают.

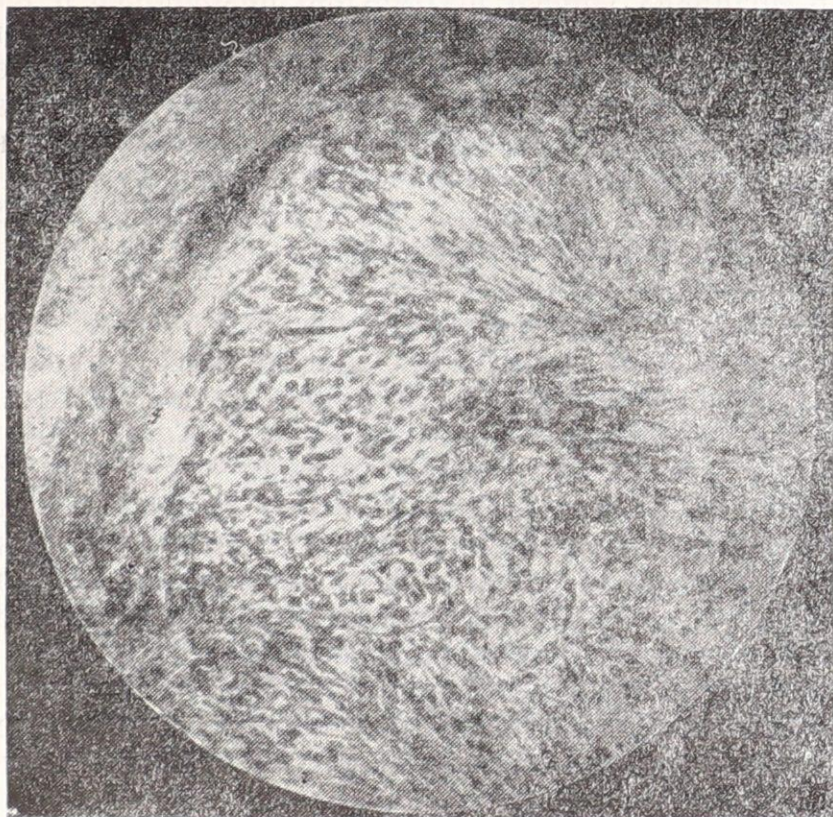


Рис. 12. Старое желтое тело свиньи, убитой во время охоты.

Одновременно с процессом обратного развития желтых тел в яичниках происходит рост фолликулов. Наиболее интенсивно этот рост начинается тогда, когда происходит исчезновение лютеиновых клеток в желтых телах. В это время в яичниках обычно выделяется группа фолликулов от 10 до 20 в каждом яичнике, которые быстро увеличиваются в объеме за счет увеличения полости и увеличения клеточных масс, входящих в строение стенки фолликула. Во время роста фолликулов наблюдаются многочисленные митозы клеток фолликулярного эпителия и клеток теки.

В указанное время среди фолликулов попадаются пузырьки, подвергшиеся атрезии, но их меньше, чем в последующей стадии после овуляции.

Атрезия фолликулов и образование интерстициальных клеток. Поскольку процесс образования интерстициальных клеток теснейшим образом связан с явлением атрезии фолликулов, мы объединяем эти разделы исследования.

Процесс атрезии фолликулов в яичниках свиньи можно наблюдать у поросят и у половозрелых свиной во все периоды полового цикла. Однако особенно сильно выражена атрезия фолликулов в первые дни после овуляции и при беременности. Этот процесс протекает у свиньи в следующем виде.

Примордиальные фолликулы резорбируются без следа после того, как яйцевая клетка погибает, претерпев жировое перерождение.

Первым признаком атрезии небольших фолликулов, имеющих многослойную гранулезу, тоже является гибель яйцевой клетки. Фолликулярный эпителий в таких фолликулах подвергается дегенерации, причем дегенерация захватывает вначале краевую зону гранулезы. Здесь клетки округляются, и их протоплазма наполняется жиром; ядро погибает. В далеко зашедших стадиях атрезии такие фолликулы напоминают небольшие кисты, заключающие в себе фолликулярную жидкость, в которых обнаруживаются продукты распада клеток гранулезы и сморщенная яйцеклетка. Заращение полости этих атретических фолликулов происходит за счет клеточных элементов окружающей соединительной ткани.

В фолликулах, имеющих более развитую среднюю оболочку, после гибели фолликулярного эпителия разрастаются текальные клетки и вместе с тяжами соединительной ткани и кровеносными сосудами проникают вглубь образования. Текальные клетки богаты липоидами и на определенной стадии атрезии фолликула занимают довольно широкую зону, ограниченную с одной стороны погибающим эпителием, с другой — сильно развитыми волокнами наружной оболочки фолликула (рис. 13).

В дальнейшем, когда происходит перерождение и сморщивание соединительнотканной стромы атретического фолликула, погибают текальные клетки, причем в этот период в их протоплазме появляются крупные капли жира. Между клетками встречается много лейкоцитов.

Атрезия фолликула может наступить в любом периоде развития пузырька.

В яичниках свиньи мы наблюдали фолликулы с диаметром в 1 см, значительно утолщенная стенка которых была построена из разросшихся текальных клеток. Такие фолликулы выдерживали, не разрываясь, значительное давление.

Повидимому, продолжительность существования атретического фолликула определяется, с одной стороны, первоначальной величиной измененного фолликула, а с другой — общим

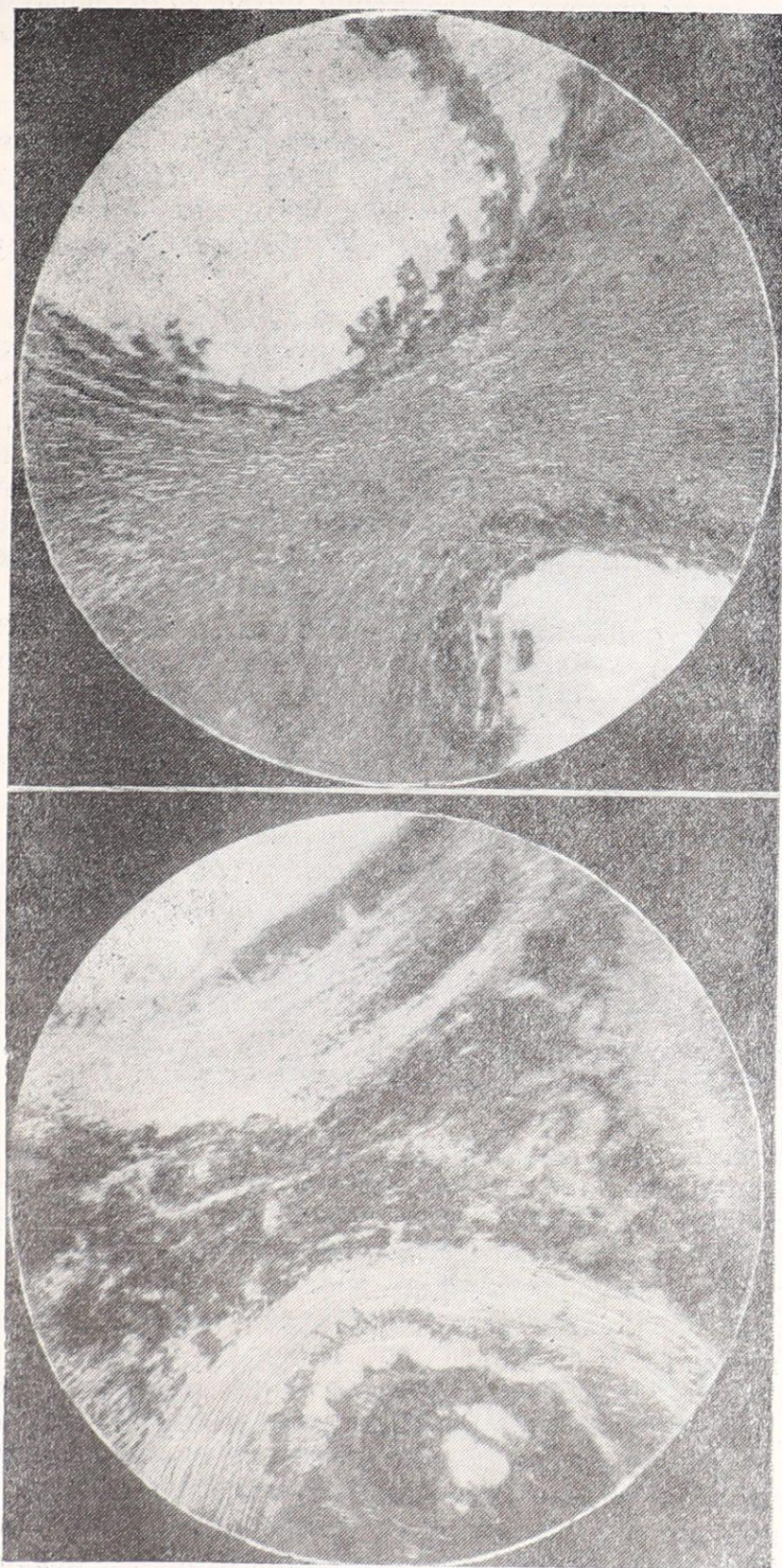


Рис. 13. Атрезия фолликула.

физиологическим состоянием организма и, в частности, состоянием яичников.

Так, во время течки и беременности атретические фолликулы часто надолго сохраняют элементы *th. internaе* (интерстициальные клетки), причем они остаются всегда группами среди сравнительно мало измененной стромы, но все же отграниченные в различной мере выраженными остатками фиброзной оболочки.

Большие атретические фолликулы в периоде организации по своему строению очень напоминают желтые тела, находящиеся в далеко зашедших стадиях обратного развития. В подобных желтых телах, как было упомянуто выше, остаются на некоторое время текальные клетки, богатые жиром.

В строме как коркового, так и мозгового вещества яичников свиньи отсутствуют типичные для грызунов интерстициальные клетки.

К интерстициальным клеткам яичника свиньи могут быть отнесены: во-первых, измененные текальные клетки атретических фолликулов; во-вторых, текальные клетки, входящие в строение желтого тела. Наблюдая процесс атрезии фолликулов, можно видеть различные переходные стадии клеток теки фолликулов в клетки, имеющие большое сходство с теми, которые описаны у грызунов, кошки и некоторых других животных как интерстициальные. Изменения, протекающие в текальных клетках, в основном сводятся к следующему: удлиненные или несколько овальные текальные клетки фолликула увеличиваются в объеме и принимают более круглую или многогранную форму. В этих клетках увеличивается количество липоидных капель. Одновременно с гипертрофией клеточного тела увеличивается ядро. Между клетками проникают капилляры, а местами тяжи соединительнотканых волокон наружной оболочки фолликула. Изменения текальных клеток в атретическом фолликуле в начальных стадиях атрезии протекают так же, как и в овулировавшем фолликуле. Однако текальные клетки атретических фолликулов не достигают того объема, который имеют текальные клетки в желтом теле.

В желтых телах текальные клетки изменяются. В них в различные периоды существования желтого тела то появляются, то исчезают липоиды, что, повидимому, связано с деятельностью лютеиновых клеток.

Процесс атрезии фолликулов и образование интерстициальных клеток различно протекают у разных видов животных. В то время как, например, у свиньи основная масса измененных текальных клеток остается в пределах атретического фолликула или желтого тела почти до конца существования этих образований, у других животных (кошка, кролик) текальные клетки вскоре же после атрезии фолликула пронизываются волокнами соединительной ткани, окружаются капиллярами, а

затем сливаются со стромой яичника, образуя большие клеточные массы.

В работе Е. Зейферле (1936), специально посвященной интерстициальным клеткам в яичниках свиньи, автор приходит к выводу, что у свиньи в строме яичника нет типичных интерстициальных клеток; клетки же, имеющиеся как в атретических фолликулах, так и в желтом теле, происходят за счет клеток стромы яичника.

Процесс дифференцировки фолликула, начиная от его примордиальной стадии до образования желтого тела и полного исчезновения, складывается из целого ряда переходных моментов, связанных с изменениями, протекающими в клетках. Во время роста фолликула клетки гранулезы делятся. На определенной высоте развития граафова пузырька дифференцируется внутренняя текальная оболочка, клетки которой также претерпевают изменения и гипертрофируются. В период течки, после разрыва фолликула, фолликулярные клетки превращаются в лютеиновые; текальные клетки тоже изменяются, принимая участие в образовании желтого тела. Далее в развитом желтом теле, в его клетках, меняется количество липоидов. Во время этих процессов значительно колеблется величина клеток, что, несомненно, отражается и на величине их ядер.

В литературе имеются указания о изменении величины клеток яичника у разных животных, но эти данные не сопоставлены со степенью дифференцировки клеток и величиной их ядер. Кроме этого, всюду приведены только средние цифры, которые, принимая, во внимание неправильную форму клеток, конечно, не могут достаточно полно охарактеризовать динамичность процесса гипертрофии.

Наши экспериментальные данные охватывают вышеизложенный материал, касающийся яичников свиней, убитых в различные периоды полового цикла.

Прежде всего мы коротко остановимся на данных, полученных в результате измерения различных клеток, входящих в строение фолликула и желтого тела.

Таблица 2 иллюстрирует динамику гипертрофии клеток фолликула во время его дифференцировки и при переходе в желтое тело. Цифры указывают средний диаметр наиболее часто встречающихся клеток и говорят о том, что первоначально в зрелом фолликуле текальные клетки больше фолликулярных; во время развития желтого тела они гипертрофируются, но значительно меньше, чем фолликулярные.

Эти данные хотя и получены в результате подсчета большого количества клеток, но не могут претендовать на особую точность, так как представить в средних величинах размер клеток, имеющих различную и неправильную форму, весьма трудно. Более точные данные получены в результате измерения ядер клеток (см. вариационные кривые, рис. 14).

**Размеры клеток фолликулярного эпителия и желтого тела
в микронах**

Номер свињи и измеренный объект	Размер клеток фолликулярного эпителия	Размер текаль- ных клеток
№ 3 — зрелый фолликул	10—11	13—14,5
№ 11 — фолликул предовуляцион- ной стадии	10—12	14—15
№ 23 — образующееся желтое тело (ранняя стадия)	13—16	сильно вытянуты
№ 32 — развитое желтое тело . . .	27—31	17—18

Анализируя полученные цифры и сравнивая величину ядер фолликулярного эпителия на разных стадиях развития пузырька, мы прежде всего можем отметить, что ядра клеток

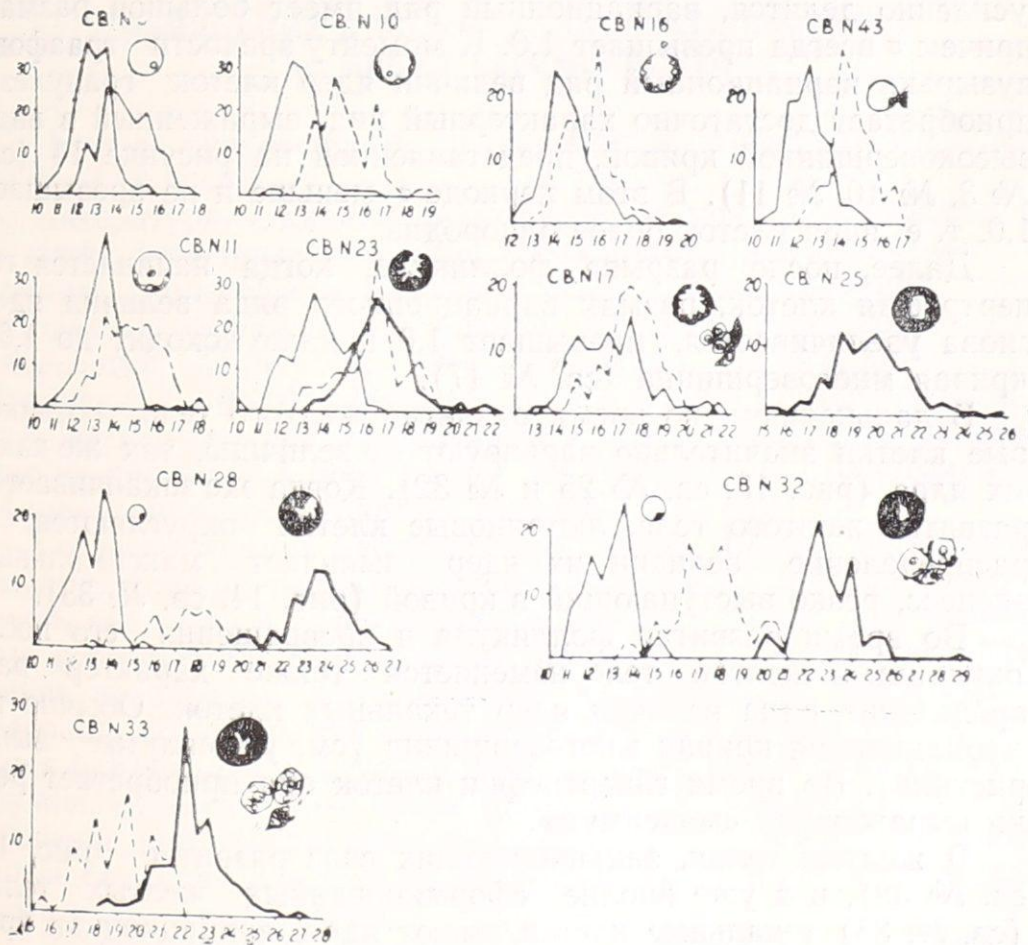


Рис. 14. Вариационные кривые величин ядер клеток фолликулярного эпителия (тонкая черта), лютеиновых клеток (толстая черта), текальных клеток (пунктир).

гранулезы маленьких и средних фолликулов больше, чем ядра этих же клеток в зрелых граафовых пузырьках (рис. 14). Гипертрофия ядер фолликулярного эпителия начинается сейчас же после разрыва фолликула и прогрессирует до того времени, пока клетки гранулезы не превратятся в истинные лютеиновые. Одновременно происходят изменения в ядрах текальных клеток. Вначале, в периоде зрелости фолликула, ядра этих клеток больше, чем ядра фолликулярного эпителия.

После разрыва фолликула текальные клетки тоже подвергаются гипертрофии, но процесс протекает медленнее, чем в ядрах клеток гранулезы. Уже в начальной стадии (на 2-й день после овуляции) в образующихся желтых телах ядра клеток гранулезы достигают величины ядер текальных клеток, а затем они, быстро увеличиваясь в объеме, перегоняют в росте последние.

Во время дифференцировки клеток, входящих в строение фолликула, изменяется характер вариационного ряда величины ядер. В период роста фолликула, когда клетки гранулезы усиленно делятся, вариационный ряд имеет большой размах, причем σ всегда превышает 1,0. К моменту зрелости граафова пузырька вариационный ряд величин ядер клеток гранулезы приобретает достаточно характерный вид, выраженный в виде высоковершинной кривой, представленной на рисунке 14 (св. № 3, № 10, № 11). В этом периоде σ меньше и не превышает 1,0, т. е. ядра клеток более однородны.

Далее, после разрыва фолликула, когда начинается гипертрофия клеток, размах вариационного ряда величин ядер снова увеличивается, σ превышает 1,0 и даже доходит до 1,61, кривая многовершинна (св. № 17).

В дальнейшем, во время развития желтого тела, лютеиновые клетки значительно варьируют по величине, так же как и их ядра (рис. 15, св. № 25 и № 32). Когда же заканчивается развитие желтого тела, лютеиновые клетки округляются, и распределение величин их ядер выявляет максимальный эксцесс, резко выступающий в кривой (рис. 14, св. № 33).

Во время развития фолликула и превращения его после овуляции в желтое тело изменяется также характер распределения ряда величин ядер текальных клеток. Обычно их вариационная кривая многовершинна (см. упомянутые выше рисунки). Во время гипертрофии клеток она приобретает резко выраженный «максимум».

В желтых телах, заканчивающих свое развитие (рис. 14, св. № 32), и в уже вполне сформированных желтых телах (св. № 33) текальные клетки имеют ядра, вариационная кривая величин которых сохраняет многовершинный характер, то более, то менее резко выраженный. Это явление, повидимому, связано с различным функциональным состоянием клеток,

содержащих в своей протоплазме то большее, то меньшее количество липоидов.

Обобщая данные, полученные в результате измерения ядер различных клеток, входящих в строение фолликула и желтого тела, мы можем отметить, что динамика дифференцировки текальных клеток и клеток фолликулярного эпителия протекает различно.

Наиболее резкие изменения наблюдаются в клетках фолликулярного эпителия после разрыва фолликула.

После овуляции изменяются условия среды, в которой находятся клетки гранулезы. Прежде всего уменьшается внутрифолликулярное давление, затем, вследствие сокращения стенки фолликула, изменяется взаимоотношение между клетками фолликулярного эпителия и примыкающими к ним элементами *th. internaе*.

Определение изменчивости ядер клеток в различные периоды развития и роста фолликула позволяет установить степень зрелости последнего, а также в экспериментах уточнить время наступления овуляции.

ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЛОВОМ АППАРАТЕ СВИНЬИ ВО ВРЕМЯ БЕРЕМЕННОСТИ

Период супоросности продолжается в среднем 4 месяца (115—119 дней).

Литературные данные, основанные на прямом наблюдении, а также косвенные указания, касающиеся жизнеспособности спермы, свидетельствуют, что процесс оплодотворения происходит в трубах, где у свиньи заканчивается созревание яйцеклетки (Андерсен, 1917; Лебедкин, 1934 и др.). А. В. Квасницкий (1950) указывает, что к концу третьего или началу четвертого дня от проявления охоты яйцеклетки переходят из яйцевода в рога матки на стадии 8—16 бластомеров. Имплантация происходит не раньше 8—10 дня.

Согласно нашим наблюдениям (1948, 1953), яйцеклетки после овуляции быстро проходят воронку и абдоминальную часть яйцевода и задерживаются в более узком его отделе, где совершаются первые фазы дробления. Серийное исследование препаратов, изготовленных из яйцеводов, свернутых в спираль, показало, что яйцеклетки свиньи в трубах располагаются близко друг к другу, а иногда лежат рядом и даже обнаруживаются на одном срезе (рис. 15). В узком отделе перемещение яиц совершается медленно, но через 80—96 часов после овуляции они уже не обнаруживаются в трубах, так как поступают в рога матки.

Дробящиеся яйца попадают на подготовленную слизистую рогов матки и имплантируются.

При вскрытии супоросной свиньи, уже в сравнительно ран-

ние периоды (зародыш—8—10 мм), по внешнему виду матки можно определить в ней присутствие плода. Обычно цилиндрические рога на месте имплантации зародыша несколько расширены и вздуты. В рогах зародыши располагаются довольно правильно, на одинаковом расстоянии один от другого, окружены плодными оболочками, имеющими у свиньи вид двурогого мешка, расширенного в средней части, на месте развития зародыша. Функционирующая диффузная плацента соответствует этому отделу, так как краевые отделы сосед-

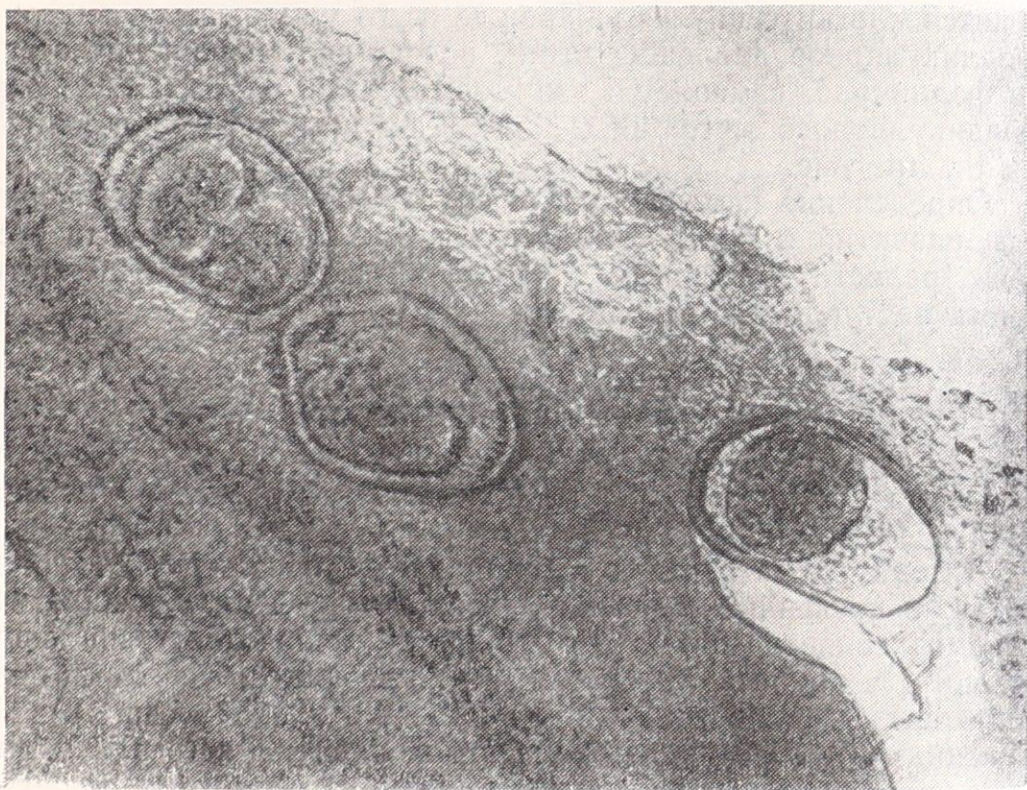


Рис. 15. Срез яйцевода. Три яйцеклетки, лежащие рядом.

них плодных мешков с развитием зародыша впячиваются друг в друга и теряют ворсинки. Под сосудистой оболочкой лежит двурогий мочево́й мешок, который у свиньи сильно разрастается и в углах прорывает сосудистую оболочку, образуя придатки мочево́й оболочки Бэра.

Зародыш заключен в мешок водной оболочки, смыкающейся у свиньи уже на 10-й день беременности.

Во время дальнейшего роста зародыша матка значительно увеличивается в размерах, и на 12-й неделе беременности ее вес в 15—17 раз превышает вес матки холостой свиньи.

Мы прилагаем кривую размеров эмбрионов (рис. 16), составленную нами по цифровым данным, заимствованным из руководств по акушерству. Кривая роста эмбрионов резко поднимается вверх в последние месяцы беременности. Во вре-

мя беременности увеличивается вес матки, околоплодных оболочек, причем плацента достигает своего максимального веса на 63-й день беременности. К этому времени увеличивается также вес околоплодной жидкости.

Эти данные интересно сопоставить с исследованием С. Е. Фаермарк (1935) по содержанию фолликулярного гормона в плаценте и в моче супоросных свинок. Кривые содержания гормона в моче и плаценте на протяжении всего периода беременности идут параллельно, образуя двугорбую кривую (рис. 19).

Фолликулин, появляясь в моче с 8-го дня беременности, нарастает до 30-го дня, а затем его количество падает, доходя до минимума к 70-му дню супоросности, образуя так называемый «провальный период». После этого содержание гормона вновь нарастает, и в последние дни перед опоросом кривые опять образуют резкий подъем.

Эти интересные факты говорят о плацентарном происхождении гормона и приобретают еще больший интерес, будучи сопоставлены с вышеупомянутыми цифрами, касающимися развития плода и плодных оболочек. Из сопоставления видно, что период наибольшего содержания вод и увеличения веса плаценты совпадает с периодом наименьшего выхода гормона с мочой.

Концентрируя внимание на этом «провальном периоде», во время которого фолликулин почти исчезает в моче и плаценте, мы считаем, что свиньи являются удобным объектом для изучения обмена фолликулярного гормона в организме.

Конечно, для разрешения этой общей проблемы недостаточно одностороннее исследование, касающееся количественного определения выхода гормона с мочой и изучения его содержания в плаценте. Необходимо комплексное исследование с применением биохимических методов и экспериментов, охватывающих функциональную диагностику органов, в частности яичников, поскольку внутрисекреторная их деятельность является вполне доказанным фактом.

Задача морфолога заключается в том, чтобы дать развернутую картину последовательных изменений в половой системе животного в течение беременности.

Выше, говоря о функциональных изменениях в половом аппарате свинок, мы дали описание состояния яичников во время течки и проследили первые стадии образования желто-

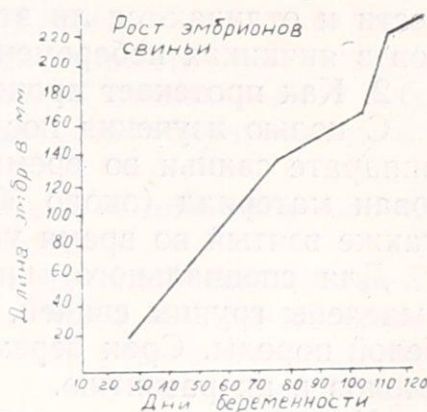


Рис. 16. Кривая роста эмбрионов свинок.

го тела, его развития и увядания. Одновременно была изучена динамика развития фолликулов.

Вопросы, которые возникают при исследовании яичников беременных, касаются главным образом желтого тела и фолликулов и в основном могут быть сведены к следующим:

1. Как протекает развитие желтого тела беременности.
2. Все ли желтые тела, имеющиеся в данном яичнике, находятся на одной и той же стадии развития.
3. Отличаются ли желтые тела беременности от ложных желтых тел.

Далее, в отношении фолликулов:

1. Происходит ли развитие фолликулов во время беременности и отличаются ли эти фолликулы от графовых пузырьков в яичниках небеременных.
2. Как протекает процесс атрезии фолликулов.

С целью изучения последовательных изменений в половом аппарате свиньи во время беременности нами был использован материал (около 50 свиней), собранный на бойне, а также взятый во время убоев в совхозах.

Для специального микроскопического исследования были выделены группы свиней, главным образом помеси крупной белой породы. Срок беременности определялся по размеру плодов и их развитию.

Макроскопическая картина яичников беременных свиней напоминает ту, которая наблюдается обычно у свиней в межтечковом периоде. Яичники бугристы; на их поверхности выступают шаровидные желтые тела розовато-белого цвета и прозрачные фолликулы 0,2—0,5 см в диаметре.

Величина яичников, а также их вес варьируют в зависимости от числа желтых тел и фолликулов.

Можно отметить, что у животных с большим весом (многопложавших маток) яичники больше, чем у первородящих. Число желтых тел в каждом яичнике обычно равняется числу зародышей в соответствующем роге матки. Эта зависимость выступает более четко в ранних стадиях супоросности. В более же поздних стадиях беременности число желтых тел часто превышает количество плодов, что в большинстве случаев связано с рассасыванием и мумификацией плодов. Были единичные наблюдения, когда в яичнике насчитывалось меньше желтых тел, чем зародышей в соответствующем роге матки. Эти факты отмечены в литературе и объясняются миграцией яйца.

Величина желтых тел беременности равняется в среднем 1 см в диаметре.

В очень ранних стадиях супоросности, когда в яйцеводах были обнаружены дробящиеся яйца, желтые тела в яичниках находились в ранних стадиях образования, и картина их соответствовала той, которая наблюдается в первые дни после овуляции у небеременных свиней.

К периоду имплантации зародышей желтые тела беременности достигают по величине своего максимального развития. На разрезе видно, что желтые тела в возрасте более 25 дней являются плотными образованиями, имеющими весьма незначительный соединительнотканый центр. В таком виде они сохраняются в течение всей беременности.

Во время беременности в яичниках развиваются фолликулы, но они не достигают своего предельного зрелого размера и подвергаются атрезии.

При помощи упомянутого выше прибора мы испытывали сопротивление стенки фолликулов давлению. Оказалось, что фолликулы во время беременности выдерживают значительное давление: от 350 до 800 г и выше. Большая вариация этих цифровых данных, несомненно, связана с различием в состоянии фолликулов, особенно их атрезией. К этому следует добавить, что ни в одном случае у нормальных беременных свиней мы не наблюдали овуляции.

Обобщая материал, мы прежде всего остановимся на дифференцировке желтых тел беременности.

Если сравнить кривые роста желтых тел беременности и желтых тел периодических, то видно, что в первые дни после овуляции (приблизительно до 10-го дня) размер желтых тел увеличивается одинаково, доходя до 1 см в диаметре. В дальнейшем у небеременных свиней желтые тела находятся в таком состоянии до 14—16-го дня. После этого срока начинается их быстрое обратное развитие и уменьшение объема.

Желтые тела беременности, дойдя до максимума своего объема, продолжают существовать в течение всей беременности. Динамика дифференцировки желтых тел беременности протекает иначе, чем ложных тел. В этом легко убедиться, изучая микроскопически желтые тела, соответствующие ранним стадиям развития зародыша. Так, желтые тела в возрасте приблизительно 20—25 дней (зародыши менее 20 мм длины) еще находятся в стадии формирования. В этот период вполне дифференцированные лютеиновые клетки находятся только на периферии образования, в центральных же участках желтых тел лютеиновые клетки еще вытянуты в длину и направлены радиально. Между клетками прорастают тяжи соединительной ткани и развиваются капилляры. Ложные же желтые тела соответствующего возраста находятся уже в глубоко зашедшей регрессивной стадии (рис. 12).

Установить время и первые стадии отклонения в развитии желтых тел беременности трудно.

Повидимому, первые 4—5 дней процесс дифференцировки желтого тела беременности и ложного желтого тела протекает одинаково; так, на наших препаратах ранних стадий беременности (дробящиеся яйца в трубах) мы не могли отметить существенного отличия в развитии обоих видов желтых

тел. По всей вероятности, различие в дифференцировке желтых тел беременности и ложных желтых тел начинается в период, когда дробящиеся яйца поступают в матку. Во времени это совпадает с 5—6-м днем беременности. К этому периоду ложные желтые тела, так же как и желтые тела беременности, находятся в стадии интенсивного развития, но в последующие дни процесс дифференцировки ложных тел идет быстро и заканчивается к 8-му дню после овуляции.

Развитие же желтых тел беременности протекает значительно замедленным темпом. Пролиферация и васкуляризация продолжительнее, чем ложных желтых тел, причем объем желтых тел беременности в конечном результате почти не превышает объема ложных желтых тел.

На 25-й день беременности желтые тела превращаются во вполне развитые образования. К этому времени все лютеиновые клетки принимают округлую или слегка овальную форму. Между клетками разветвляются многочисленные капилляры. Соединительная ткань наружной оболочки проникает вглубь образования в виде радиально направленных тяжей. Вблизи этих тяжей располагаются группами текальные клетки. Кроме того, текальные клетки лежат одиночно между лютеиновыми, но оба вида клеток отличаются друг от друга и величиной и строением. Текальные клетки меньше лютеиновых, многогранной формы и имеют компактные ядра.

В общем, по своему строению желтые тела беременности очень похожи на циклические желтые тела межтечкового периода.

Сравнивая желтые тела беременности с циклическими желтыми телами, можно отметить, что структурные изменения последних протекают не так закономерно, как первых. Действительно, в короткий промежуток времени между 8-м и 14-м днями после течки в циклических желтых телах происходят сложные изменения, изучая которые, можно выделить только крайние стадии изменчивости. Желтые же тела беременности существуют продолжительное время, что позволяет уловить во время их дифференцировки закономерную последовательность перехода из одной фазы развития в другую. Процесс перестройки желтых тел всегда имеет определенное направление и идет с периферии к центру образования.

Структура желтых тел достаточно характерна и постоянна для каждого периода супоросности и не зависит от числа эмбрионов.

Сравнивая желтые тела в яичниках одной и той же свиньи в любом периоде супоросности, легко установить, что все желтые тела находятся в одной и той же фазе развития. Разбирая характерные особенности строения желтых тел каждой стадии беременности, мы более подробно остановимся на опи-

сании распределения липоидов в желтом теле и на изменчивости величины лютеиновых и текальных клеток и их ядер.

В различные функциональные периоды в яичниках животных качественно и количественно изменяются липоидные включения.

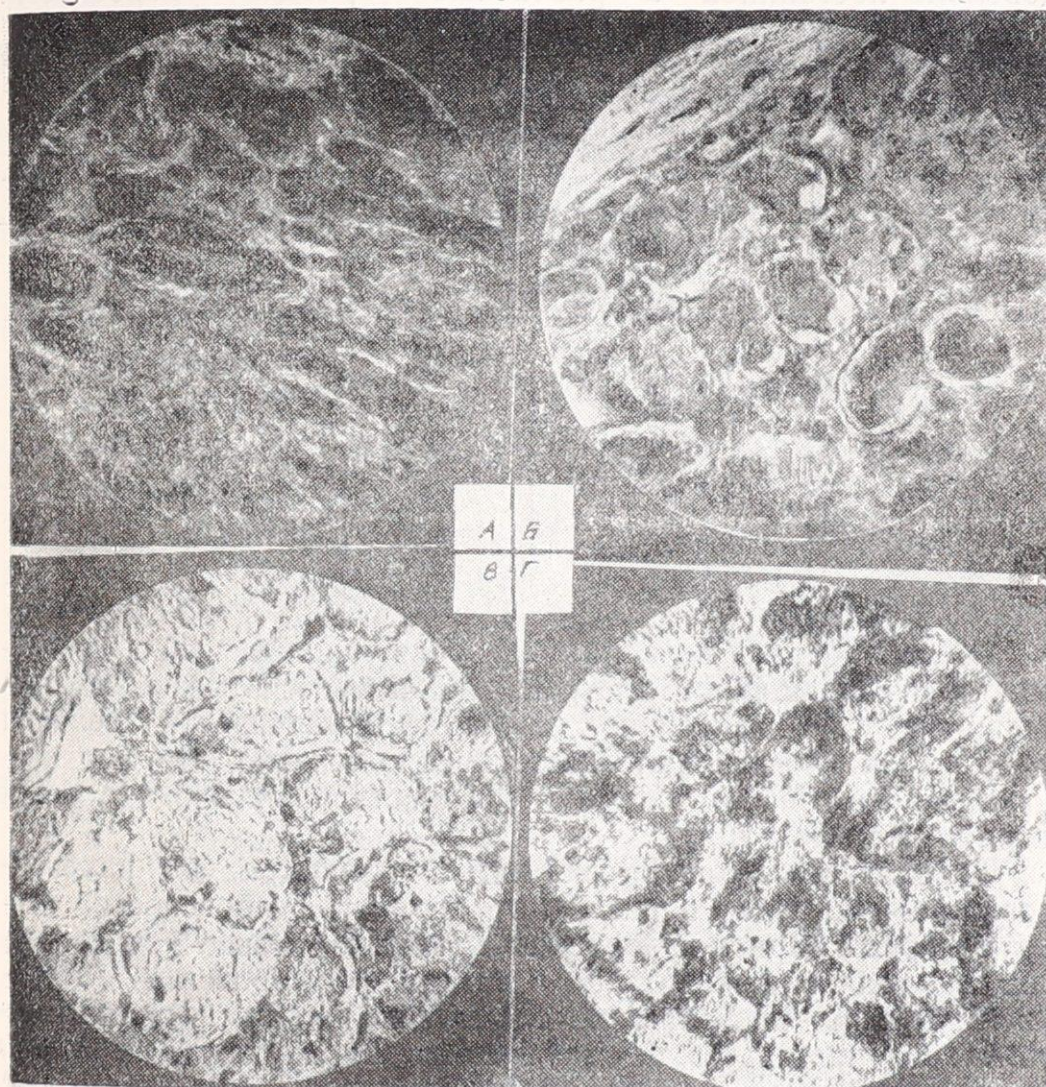


Рис. 17. Желтое тело беременности (окраска шарлахрот):

А—эмбрион 1,3 см длины; Б—эмбрион 8 см длины;

В—эмбрион 12 см длины; Г—зрелый плод.

Во время беременности в желтых телах наблюдается то большее, то меньшее содержание липоидов. В желтых телах в различные периоды супоросности липоиды находятся то в лютеиновых клетках, то в текальных, причем, в зависимости от возраста желтых тел, количество включений в клетках значительно варьирует (рис. 17). Это, несомненно, связано с различным функциональным состоянием организма.

В свою очередь, содержание липоидов должно отражаться

на величине клеток и ядер. Согласно литературным данным, средняя величина лютеиновых клеток мало изменяется в течение беременности. Наши вычисления вполне подтверждают это положение, что видно из прилагаемой таблицы 3.

Средняя величина ядер лютеиновых клеток тоже остается довольно постоянной в различные периоды супоросности.

Таблица 3

Средняя величина лютеиновых клеток в различные периоды супоросности

Свинья №	Размер зародыша (в см)	Размер лютеиновых клеток (в мм) ¹	
		n	M ± m
15	7,5	100	32,00 ± 0,30
16	8	50	32,08 ± 0,48
25	17	50	32,40 ± 0,42
32	20	20	33,10 ± 1,00
38	25	25	32,5 ± 0,9

Однако средние величины при учете биологических процессов, происходящих в клетках, не являются всегда показательными. Действительно, изучение изменчивости величин ядер вполне подтвердило наше предположение, что функциональное состояние клетки и количество включений в ней отражаются на ядрах.

Предлагаемые кривые наглядно иллюстрируют изменчивость величин ядер в различные периоды супоросности.

В первый период супоросности (эмбрион менее 2 см длины) желтые тела еще находятся в стадии формирования. Лютеиновые клетки, располагающиеся в центральных участках образования, вытянуты и значительно варьируют в величине. Лютеиновые клетки на периферии желтого тела имеют уже овальную форму, но тоже варьируют в величине. Это состояние желтого тела характеризуется резко выраженной изменчивостью величин ядер (рис. 18, св. № 6).

К концу упомянутого периода супоросности лютеиновые клетки округляются, что отражается на характере вариационного ряда величин ядер. Ряд значительно укорачивается (рис. 18, св. № 7 и 9).

В последующие стадии беременности, когда лютеиновые клетки желтого тела содержат липоиды, ядра сильно варьируют в величине (рис. 18, св. № 10, 11, 15, 16, 17).

¹ 1 мм соответствует 0,48 микрона.

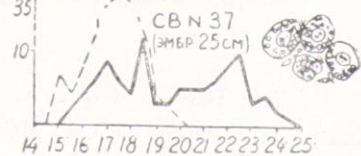
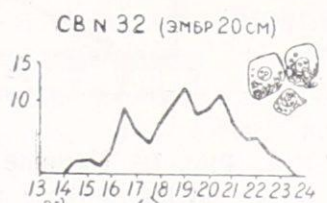
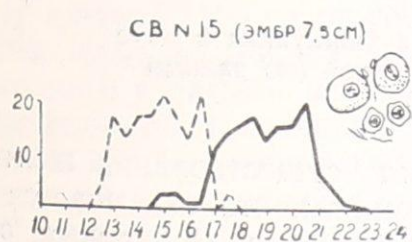
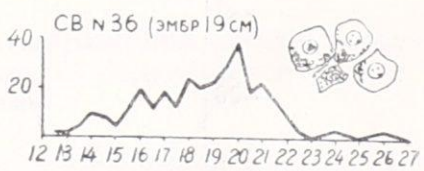
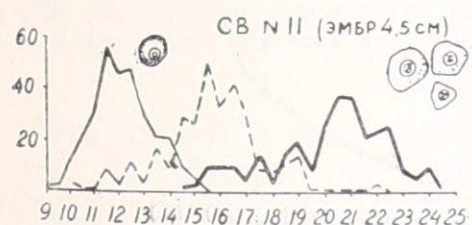
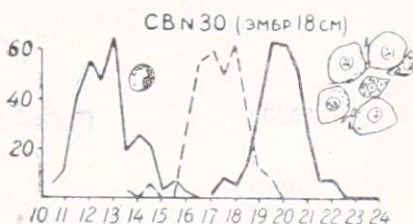
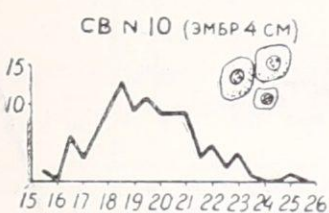
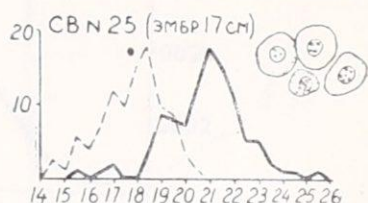
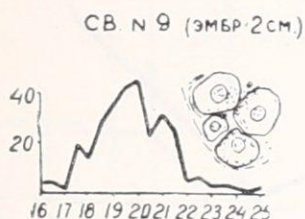
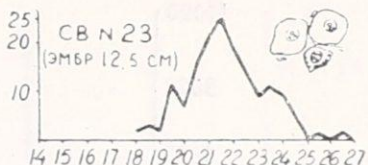
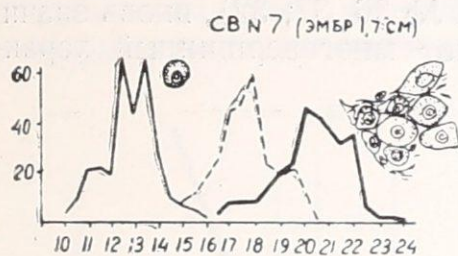
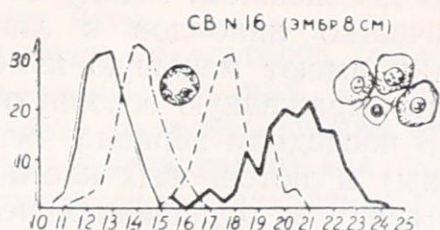
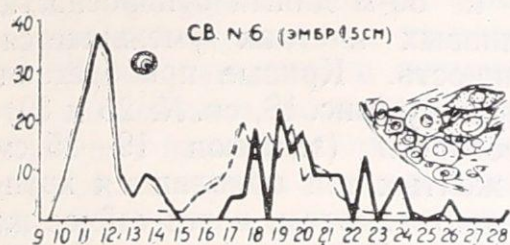


Рис. 18. Вариационные кривые величин ядер клеток: фолликулярный эпителий (тонкая черта); лютеиновых клеток (толстая черта); текальных клеток (пунктир).

В дальнейшем, между 60-м и 80-м днями супоросности, количество липоидов в лютеиновых клетках уменьшается, клетки имеют меньшую изменчивость. Кривые приобретают резко выраженную основную вершину (рис. 18, св. № 25 и 30).

В последнем периоде супоросности (эмбрион 19—25 см длины) в лютеиновых клетках желтых тел появляются крупные гранулы, окрашивающиеся шарлахротом, и это сейчас же отражается на изменчивости ядер. Вариационные кривые, представленные на рисунке 18 (св. № 36, 37, 32), вновь значительно расширяются и приобретают многовершинный характер.

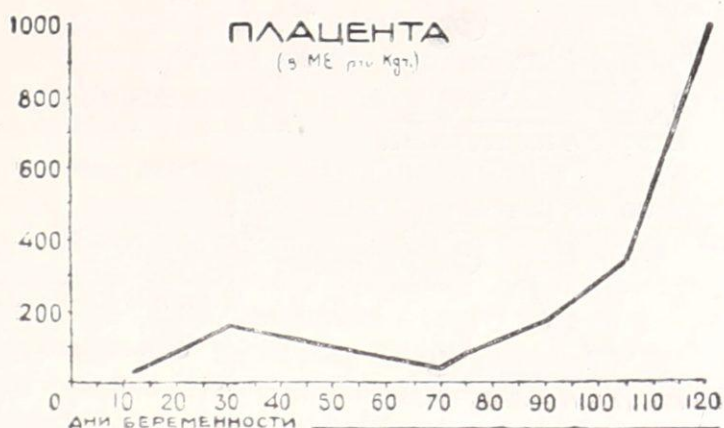
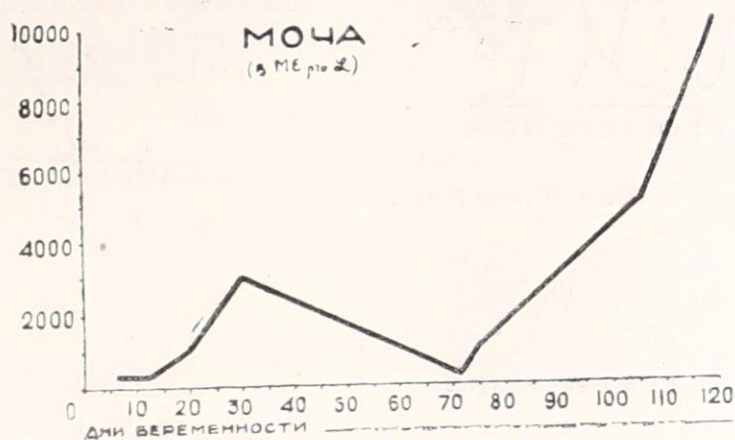


Рис. 19. Кривые содержания фолликулина в моче и плаценте у супоросных свиней (по данным Фаермарк).

Ядра текальных клеток во время существования желтого тела подвергаются меньшим изменениям, что сказывается на меньшей изменчивости их величин (см. рис. 18, кривые, обозначенные пунктиром).

Итак, изучение изменчивости величин ядер лютеиновых и текальных клеток желтого тела беременности показывает, что в течение беременности происходят сложные изменения в упо-

мянутых клетках, причем увеличение и снижение липоидных включений отражается на величине ядер.

Желая выразить в количественных показателях содержание липоидов в лютеиновых и текальных клетках, мы применили для их измерения трехбалльную систему, отмечая одним плюсом те случаи, когда протоплазма клеток содержала небольшое количество гранул, окрашивающихся шарлахротом, двумя плюсами случаи, когда липоиды заполняли одну треть протоплазмы, и, наконец, тремя плюсами обозначались случаи, когда липоиды заполняли половину или большую часть клетки.

стадии беременности

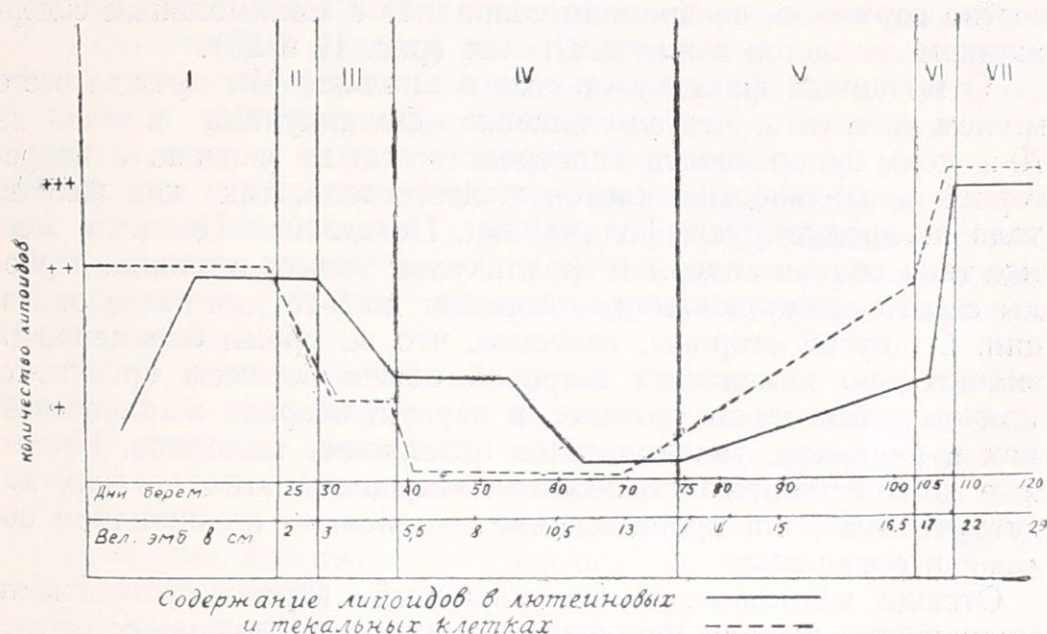


Рис. 20. Кривые содержания липоидов в лютеиновых клетках (черта) и текальных клетках (пунктир) желтых тел беременности свиньи различных сроков.

Результаты этого исследования обобщены в диаграмме (рис. 20). Количество липоидов, которые обнаруживаются окраской шарлахротом, в клетках значительно колеблется. В зрелом фолликуле до разрыва липоиды находятся в текальных клетках. После овуляции, во время развития желтого тела, липоиды обнаруживаются не только в текальных клетках, но и в лютеиновых в виде гранул. Затем к 35-му дню беременности текальные клетки желтых тел освобождаются от липоидов, но гранулы, окрашивающиеся шарлахротом, имеются еще в лютеиновых клетках. Далее, к 65—70-му дню беременности липоиды почти исчезают и в лютеиновых клетках. После 70-го дня количество липоидов как в текальных клетках, так и в лютеиновых нарастает, доходя до максимума к 110—120-му дню супоросности. Гранулы, заполняющие клетку, становятся крупнее, но ядра клеток прекрасно сохранены.

Последнее указывает, что появление жиров не связано с дегенерацией клеток.

Итак, во время беременности отмечаются значительные количественные колебания в содержании липоидных включений в клетках желтого тела, причем наблюдается период, между 60-м и 70-м днями, когда желтые тела содержат минимальное количество липоидов.

Эти данные можно сопоставить с вышеприведенными о количественном выходе фолликулина с мочой и его содержанием в плаценте во время беременности.

Из сопоставления мы видим, что период супоросности, когда в моче и плаценте обнаруживается незначительное количество гормонов, во времени совпадает с минимальным содержанием липоидов в желтых телах (рис. 19 и 20).

Отмеченный факт нуждается в анализе. Мы прежде всего можем отметить, что уменьшение фолликулина в моче на 70-й день супоросности непосредственно не связано с инкреторной деятельностью клеток желтого тела, так как желтые тела не продуцируют фолликулин. По данным Цондека, желтые тела свиньи содержат фолликулин только в ранние периоды своего существования, а именно: до 8-го дня после овуляции. С другой стороны, известно, что во время беременности значительно изменяется жировой обмен во всем организме, причем в некоторых органах, в первую очередь в надпочечниках и яичниках, увеличивается отложение липоидов. Известные количественные колебания липоидов в этих органах могут указывать на происходящие изменения в липоидном обмене в организме.

Отсюда возможно, что в указанный период супоросности уменьшение выхода фолликулина с мочой связано с изменением липоидного обмена в организме свиньи.

Изучение фолликулярного аппарата в яичниках супоросных свиней показало, что он находится в течение беременности в довольно постоянном состоянии.

Фолликулы обычно достигают 0,4—0,5 см. Многие имеют нормальное строение, причем, так же как и в яичниках небеременных свиней, вариационные кривые величин ядер фолликулярного эпителия и текальных клеток изменяются в зависимости от величины фолликула (рис. 18). Явление атрезии фолликулов в яичниках беременных свиней выражено ярче, чем у небеременных. Атрезия протекает как обычно.

Установить более выраженные периоды атрезии фолликулов в течение беременности нам не удалось.

Все это говорит о том, что нет оснований приписывать видную роль в инкреторной деятельности фолликулярному аппарату яичника в смысле усиленной выработки им фолликулина во время беременности. На основании морфологического исследования нельзя также говорить о зависимости па-

дения фолликулина в моче на 70-й день супоросности от изменений в фолликулярном аппарате. Повидимому, гормон (фолликулин), выделяющийся с мочой в большом количестве, продуцируется плацентой.

Возвращаясь к вопросу о различии желтых тел беременности и периодических желтых тел, мы можем отметить следующее: рассматривая препараты и сравнивая оба вида желтых тел, мы пришли к заключению, что на основании микроскопического исследования установить отличие в строении желтых тел беременности и ложных желтых тел весьма трудно.

В отдельные периоды супоросности, когда желтые тела беременности находятся в ярко выраженных типичных стадиях развития, еще можно говорить о том, что они отличаются от циклических желтых тел. В остальное время супоросности, когда совершается переход желтых тел из одной фазы развития в другую, распределение липоидов, величина ядер, величина клеток в желтых телах беременности варьируют так же, как и в циклических желтых телах, что не позволяет дать точного заключения, к какому виду образования можно отнести данное желтое тело. В то же время изучение динамики развития желтых тел позволяет говорить о различии обоих образований.

Судьба желтых тел после родов у свиньи недостаточно изучена. Есть указания, что в период лактации свиньи не приходят в охоту, но это мнение опровергнуто опытом свиноводческих хозяйств. При хорошем кормлении и содержании возможна случка свиней на 12—20-й день после опороса. После отъема поросят течка обычно наступает на 7-й день (И. М. Родин, 1938).

В нашем распоряжении были 3 нормальные свиноматки, помесь крупной белой, убитые на 5-й, 7-й и 10-й дни после опороса. Состояние их полового аппарата следующее:

Свинья № А убита на 7-й день после опороса. Вес яичников 3,5 и 4,2 г. В них были обнаружены желтые тела с диаметром 0,6 см и фолликулы различной величины с диаметром до 0,6 см.

Микроскопическое исследование установило, что желтые тела в яичниках находились в глубокой стадии обратного развития и по своему строению были похожи на циклические желтые тела периода предтечки.

Фолликулы имели нормальное строение. Вариационная кривая величин ядер фолликулярного эпителия граафова пузырька (0,6 см в диаметре), как показало измерение, имеет характерный вид для этой стадии развития фолликула.

Свинья № Б, 4 лет, поросилась 3 раза. Убита на 10-й день после последнего опороса. Вес яичников 3,3 и 4,1 г. В них обнаружены мелкие (диаметром 0,3 см) желтые тела, находящиеся в глубоких стадиях обратного развития, а также

много фолликулов с диаметром 0,4 см. Фолликулы имели нормальное строение (большинство); некоторые находились в разных стадиях атрезии.

Свинья № В, убита на 5-й день после опороса. В яичниках фолликулы и желтые тела в обратной стадии развития.

Приведенный материал, хотя и небольшой, позволяет говорить о том, что желтые тела беременности у свиньи после родов подвергаются обратному развитию, причем этот процесс протекает так же, как в ложных телах. Возможно, что в период лактации наступает новая овуляция и развитие желтых тел. Этот вопрос для своего разрешения требует дальнейших исследований.

О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ПОЛОВОГО АППАРАТА КОРОВ

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ЭМБРИОНОВ И ТЕЛЯТ ДО ПЕРИОДА ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ

Основные отличительные особенности строения полового аппарата коров выступают уже достаточно четко в периоде эмбриональной жизни.

Половая дифференцировка индифферентного зачатка у эмбрионов начинается на стадии, когда зародыш достигает 20 мм длины, но характерное строение яичников выявляется позже.

По данным В. Гарца (1888), у зародыша, имеющего 25 см длины, эпителий, покрывающий яичник, представлен в виде сплюснутых клеток с большими ядрами. В корковом слое органа уже имеются примордиальные фолликулы. У пятимесячного плода клетки, покрывающие яичник, кубической формы, а в корковом веществе органа яйцеклетки расположены группами и окружены фолликулярным эпителием. В глубоких частях стромы имеются уже развитые фолликулы. Белочная оболочка в яичниках еще не выражена.

Мей (1925) указывает, что на 8-м месяце эмбриональной жизни в яичниках образуются интерстициальные клетки в результате атрезии фолликулов, причем атрезии подвергаются не только граафовы пузырьки, но и примордиальные фолликулы. Этот процесс особенно резко выражен у телят 8—14-дневного возраста.

Об атрезии фолликулов писал также Ф. Гайц (1906), указывая, что в яичниках молодых телят часто наблюдаются фолликулярные кисты. Однако исследования Л. Казида и др. (1935), проведенные на большом материале, показали, что в первое время после рождения у телят атрезия фолликулов менее выражена, чем в более позднем периоде жизни.

По данным Кеппели (1908), в яичниках новорожденных телят имеются значительные фолликулы, причем количество их увеличивается с возрастом до периода половой зрелости. Часто эти фолликулы имеют внутренние кровоизлияния, что придает яичникам своеобразный вид.

Присутствие крупных фолликулов в яичниках указывает, что они у телят начинают функционировать рано, как железы внутренней секреции, и выделяют фолликулярный гормон. С. М. Павленко (1938), исследуя в этом направлении яичники телят, установил в них наличие фолликулярного гормона. Кроме того, по данным Л. Казиды (1935), у телят задолго до наступления половой зрелости имеется корреляция между яичниками и маткой. Вскрытие показывает, что при наличии в яичниках больших фолликулов матка телят бывает увеличена и гиперемирована.

Нами исследован половой аппарат 45 эмбрионов, размер которых колебался от 15 до 95 см. Рисунок 21 показывает общую динамику развития эмбрионов коровы.

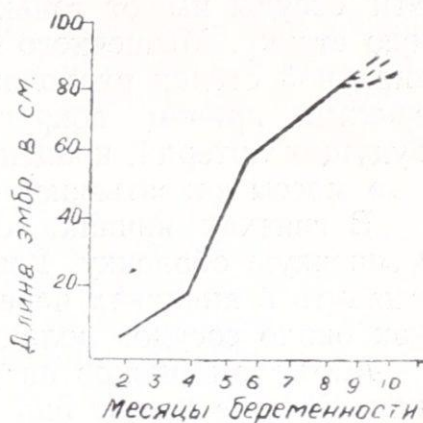


Рис. 21. Кривая роста эмбрионов коровы.

На основании микроскопического анализа структурных изменений, протекающих в яичниках, в процессе их развития можно выделить три основных периода:

1) период половой дифференцировки и образования первичных фолликулов; 2) период образования мелких фолликулов и 3) период образования крупных фолликулов.

Конечно, каждый из указанных периодов без резкой границы переходит один в другой, и выделение отдельных стадий основано исключительно на учете преобладания того или другого процесса в общем этапе развития.

Первый период развития яичников во времени охватывает первые 4—4,5 месяца внутриутробной жизни (эмбрионы длиной до 30—32 см). Половая дифференцировка индифферентного зачатка начинается на 2-м месяце. На 4-м месяце и несколько позже, когда зародыш достигает 15—25 см длины, его яичники имеют вид небольших бобовидных тел (0,4—0,45 см в диаметре). Поверхность яичников гладкая и блестящая. На срезах выделяются корковое и мозговое вещества. В корковом веществе поверхностно в несколько рядов располагаются овогонии, группы которых окружены нежными соединительнотканными волокнами. Глубже лежат примордиальные фолликулы, а также «голые» яйца. В соединительной ткани между клетками проходят только капилляры. В этом периоде раз-

вития в яичниках, несомненно, превалируют прогрессивные процессы. Митозы многочисленны во всех участках коркового вещества; однако некоторые половые клетки все же погибают.

У зародышей 26,5—32 см в яичниках среди глубоко лежащих примордиальных фолликулов уже попадают фолликулы, у которых часть клеток фолликулярного эпителия имеет кубическую форму.

Основу мозгового вещества яичников составляет мезенхима. В ней проходят кровеносные сосуды, несколько расширенные и наполненные кровью. Они более широки у ворот. Эти сосуды имеют только хорошо выраженную эндотелиальную стенку. Мышечного слоя в них еще нет. Вокруг эндотелиальной стенки располагается только более уплотненная мезенхима, причем вокруг некоторых сосудов, повидимому, будущих артерий, концентрически расположенные синцитиальные массы захватывают более широкие участки.

В связках яичника сосуды более развиты и имеют уже мышечную оболочку. Импрегнируя препараты, мы не могли выявить в яичниках нервных волокон, в то время как в связках около сосудов волокна хорошо импрегнировались.

Матка эмбрионов на указанной стадии развития маленькая. Рога ее имеют вид тонких трубочек, диаметр которых у эмбрионов 15 см длины равен 0,12 см, а у эмбрионов 30—32 см несколько больше—0,3 см. На поперечных срезах рога можно выявить основные его оболочки: слизистую, мышечную и серозную.

Слизистая покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, снабженным длинными ресничками. На границе между эпителием и соединительной тканью выделяется отчетливо мембрана. Соединительная ткань слизистой имеет еще вид эмбриональной мезенхимы. В ней проходят только капилляры. Без резкой границы слизистая переходит в развивающийся циркулярный мышечный слой. Наружный слой мышц еще не дифференцирован.

Второй период развития яичников отмечен у эмбрионов 36—48 см длины. Корковый слой в яичниках несколько увеличен и занимает вокруг мозгового вещества зону шириной в 480—500 микронов. Общее количество примордиальных фолликулов возрастает. В более глубоких частях коркового слоя уже имеются яйцеклетки, окруженные однослойным кубическим эпителием, а также фолликулы с многослойной гранулезой. Между фолликулами соединительная ткань принимает волокнистый характер. Митозы встречаются главным образом в наружных частях коркового слоя — делятся овогонии.

Мозговое вещество еще сохраняет мезенхимный характер. Крупные сосуды у ворот яичника имеют уже хорошо выраженную мышечную оболочку. Импрегнация показывает, что в этот период в мозговом веществе можно обнаружить нервные

волокна, которые идут, изгибаясь между сосудами, и, повидимому, их иннервируют.

Матка у эмбрионов значительно увеличена в сравнении с предыдущей стадией. Диаметр рога у эмбрионов 38 см длины достигает 0,35 см. Слизистая приобретает более выраженный складчатый вид, но желез еще нет. Гладкие мышцы уже образуют два слоя.

Третий период развития яичников (эмбрионы длиной от 50 см и больше) характеризуется появлением в них везикулярных фолликулов, причем у эмбрионов 52 см длины фолликулы уже достигают 0,5 см в диаметре и выделяются на поверхности органа в виде прозрачных пузырьков или пузырьков, наполненных кровью. Фолликулы находятся в различных стадиях роста и атрезии, количество фолликулов возрастает. Так, яичники эмбрионов 75—74 см содержат их в большом количестве.

Одновременно можно отметить, что в яичниках развиваются мощные сети кровеносных сосудов, причем как в мозговом веществе, так и в корковом, сосуды одеты мышечной оболочкой. К стенке фолликулов подходят капилляры. Импрегация яичников в этот период позволяет обнаружить в них многочисленные нервные волокна, которые ветвятся в виде толстых пучков между сосудами в мозговом веществе и отсюда веерообразно расходятся, направляясь в корковое вещество, проникают в его глубину между фолликулами и в виде тонких нитей заходят в оболочки крупных фолликулов. Среди волокон уже встречаются веточки, имеющие по ходу ствола веретенообразные расширения.

В яичниках у эмбрионов, размер которых превышает 75 см, общее количество больших фолликулов несколько уменьшается. Микроскопически можно отметить, что большинство пузырьков находится в далеко зашедших стадиях атрезии. Одновременно с этим на периферии коркового слоя имеются примордиальные фолликулы, содержащие вполне нормальные яйцеклетки.

Матка эмбрионов последней трети беременности увеличена в размерах. Так, у эмбриона 74 см длины диаметр рога 0,6 см, а у зрелого плода (94—95 см)—0,7—0,8 см, причем в слизистой уже начинают появляться более или менее глубокие складки.

Подводя общий итог исследованию, мы видим, что развитие фолликулярного аппарата в яичниках эмбрионов коровы начинается рано и рано же выявляются признаки атрезии. Однако гибнущие половые элементы пополняются новыми, и к периоду рождения в яичниках имеется значительное количество примордиальных фолликулов, которые способны к дальнейшему развитию.

Образование интерстициальных клеток связано исключи-

тельно с процессом атрезии фолликулов. Эти клетки происходят из клеток фолликулов. Импрегнация позволяет выявить сосудистые нервы, вращение которых идет параллельно с развитием сосудов в органе. Развитие фолликулов совпадает с увеличением и развитием нервных стволов в корковом веществе яичников.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА ВЗРОСЛЫХ КОРОВ

Половая зрелость у коров в условиях нормального кормления и содержания наступает в среднем в возрасте 9 месяцев, но колебания все же могут быть довольно значительными. К случке коровы обычно допускаются в возрасте 1—2 лет; к этому периоду они достигают общей физиологической зрелости.

Половой цикл коров. Как известно, живущие на свободе дикие виды крупного рогатого скота (бизон, зубр) моноэстричны, но в условиях зоопарка они способны к размножению в течение всего года, так как становятся полиэстричными.

Коровы при домашнем содержании тоже полиэстричны. В среднем продолжительность их полового цикла равна трем неделям, однако наблюдаются все же значительные колебания.

Период течки у коров определяется наиболее просто в тех случаях, когда у животных ярко проявляются признаки «охоты». Диагностика устанавливается на основании осмотра наружных половых органов и отношения коров к пробнику. Предложены также методы, основанные на исследовании вагинальной слизи (Д. Хэммонд, 1927; Б. Шаталов, 1930; А. М. Мирская, 1935). Мирская рекомендует брать пробы из каудальной части мочепоолового синуса (впереди уретры) при помощи проволочной петли. Из соскоба, разбавленного в капле воды, изготавливается на стекле обычный мазок, который фиксируется спиртом и окрашивается метиленовой синькой.

Подобный мазок, согласно данным Мирской, позволяет определить у здоровых коров не только период течки, но и другие стадии цикла. Так, во время диэструса мазок характеризуется присутствием большого количества лейкоцитов, разбросанных среди эпителиальных клеток. С приближением периода течки количество лейкоцитов уменьшается и в мазке выступают эпителиальные клетки. Во время ярко выраженной «охоты» нормальные эпителиальные клетки заменяются многогранными. В период метэструса в мазке среди эпителиальных клеток опять появляются лейкоциты.

Разрешение вопроса о продолжительности течки у коров и о времени наступления овуляции имеет весьма важное значение для практических мероприятий по разведению, так как

своевременное покрытие или искусственное осеменение животных может дать наиболее эффективные результаты.

«Охота» у коров продолжается в среднем 17 часов, причем в летние месяцы она несколько продолжительнее, а зимой короче. Продолжительность «охоты» несколько колеблется также в зависимости от возраста животных и степени упитанности и продолжается от 3 до 36 часов.

Д. Хэммонд, останавливаясь на данных, полученных путем вскрытия семи коров в различные периоды цикла, пришел к выводу, что овуляция происходит через 40 часов от начала охоты.

С целью разрешения вопроса о времени овуляции у коров Л. М. Мирская предприняла специальное исследование. Животные со строго учтенным циклом кастрировались в различные часы от начала охоты. Их яичники подвергались тщательному осмотру, а затем были переданы нам для микроскопического анализа. В результате этой работы установлено, что овуляция у коров калмыцкой породы происходит через 30—36 часов от начала охоты¹.

По данным А. В. Бесхлебнова (1952), основанным на ректальном исследовании, а также на вскрытиях большого количества коров, в большинстве случаев (75,2%) овуляция происходит в промежутке между 20—30 часами от начала охоты. Автор указывает о наличии более определенной связи времени овуляции с окончанием охоты, а не с ее началом.

Приведенные данные о продолжительности «охоты» и времени овуляции могут быть представлены только в средних цифрах. Климат и условия содержания оказывают значительное влияние на половой цикл животного. Необходимо учитывать возраст животного, предшествующую стельность и лактацию.

Овуляция, как отмечает В. К. Кедров (1952), подвержена различным колебаниям и зависит от общего состояния организма животного и деятельности нервной системы, управляющей этим процессом.

В физиологии размножения коровы эти вопросы являются еще неразрешенными. Нужно иметь в виду, что у коров, как отклонение, наблюдается ановуляторный цикл, анализ которого довольно подробно проведен в диссертации Е. М. Смирновой (1950).

Для практики животноводства имеют значение исследования, проведенные в хозяйствах с целью выяснения оптимальных сроков покрытия или осеменения коровы. А. А. Герасимова и М. М. Тюпич (1945) на большом поголовье коров (200) могли отметить, что осеменение, проведенное во 2-й половине

¹ Основные данные, полученные в результате этого анализа, изложены ниже.

охоты (15—20 часов от начала охоты), является наиболее эффективным. Эти данные подтверждены М. Я. Соловей и А. А. Герасимовой (1945).

Одновременно нужно отметить справедливое указание А. В. Бесхлебнова, что успех случки зависит от своевременности ее и тщательности выявления коров в охоте.

Из литературных данных известно, что заметный рост фолликулов в яичниках коровы продолжается в течение двух циклов, но наиболее резкое увеличение объема граафовых пузырьков происходит в период «охоты» и перед овуляцией. Развитое желтое тело существует только на протяжении определенного отрезка времени одного цикла, процесс же обратного развития желтого тела длится довольно долго и захватывает несколько циклов. В связи с этим в яичниках половозрелых коров в любое время можно обнаружить фолликулы и желтые тела двух и больше генераций, что придает органу своеобразный внешний вид. Обычно яичники имеют овальную и несколько уплощенную форму, но эта форма в значительной мере искажена благодаря выступающим на поверхность фолликулам и желтым телам. Последние окрашены в различные цвета, от желтого до яркооранжевого, в зависимости от стадии своего существования.

Конечно, при учете состояния яичников у коров необходимо принимать во внимание то обстоятельство, что количество овулировавших фолликулов бывает незначительным (2—3), а чаще разрывается всего один граафов пузырек. Вследствие этого один яичник, имеющий большое желтое тело или созревающий пузырек, обычно резко отличается от другого яичника, содержащего фиброзное тело и растущие фолликулы. Повидимому, овуляция происходит попеременно то в правом, то в левом яичнике. Однако есть указания, что у коров правый яичник чаще весит больше, чем левый. Согласно нашим данным (В. К. Кедров и Б. П. Хватов, 1940), у коров чаще наблюдается желтое тело в правом яичнике при наличии плода в соответствующем рогу матки. (На бойне исследовано 615 коров, плод в правом рогу обнаружен у 344 коров, в левом у 271 коровы.)

Данные о микроскопическом строении яичников коров приведены в ряде работ (Д. Хэммонд, М. Купфер, Ф. М. Лазаренко и др.). Кроме того, имеется довольно подробное описание строения яичников у близких диких видов — у зубра (Н. М. Кулагин, 1928).

Яичник одет однослойным эпителием, форма которого обычно кубическая или слегка уплощенная. Однако этот поверхностный эпителий часто отсутствует. Белочная оболочка в яичниках коров достаточно сильно развита.

Корковое вещество содержит фолликулы, находящиеся в различных стадиях развития и атрезии. Между фолликулами

располагается соединительная ткань, волокна которой идут косо к поверхности и окружают фолликулы. Соединительная ткань мозгового вещества имеет более рыхлое строение и богата сосудами и нервами.

Строение фолликулов значительно изменяется в зависимости от степени их развития. Наружные оболочки более развиты у крупных граафовых пузырьков и образуются за счет соединительной ткани, окружающей фолликул. Внутренняя оболочка более развитых фолликулов построена из нескольких рядов клеток.

Зрелый фолликул перед овуляцией имеет диаметр около 1,5 см. После разрыва он сильно спадается, и размер его значительно уменьшается, причем часто вследствие нарушения целостности капилляров в пузырьках наблюдается кровоизлияние.

Вслед за овуляцией на месте граафова пузырька развивается желтое тело.

По поводу генеза желтого тела у коров, так же как и в отношении других животных, были высказаны два противоположных взгляда. Одни авторы (Делестр, 1910 и др.) выступали как сторонники соединительнотканной теории происхождения желтого тела из текальных клеток. Другие (Д. Хэммонд) установили эпителиальную природу лютеиновых клеток, образовавшихся из клеток гранулезы фолликула.

Процесс развития желтого тела и изменения, происходящие в нем, Хэммонд представляет в следующем виде: через 48 часов от начала течки у коров образующееся желтое тело имеет вид сморщенного пузырька, причем на микроскопических препаратах хорошо выделяется гранулеза. Полость пузырька выполнена жидкостью, содержащей кровяные элементы.

У коров, убитых через 72 часа от начала течки, в желтых телах уже видны лютеиновые клетки. Эти клетки находятся в различных стадиях дифференцировки и имеют неодинаковый размер. Между лютеиновыми клетками в глубину образования проникают тяжи соединительной ткани и кровеносные сосуды.

На 8-й день от начала «охоты» желтое тело достигает полного своего развития. Лютеиновые клетки к этому периоду уже сильно увеличиваются в объеме. Они располагаются группами и окружены соединительнотканными элементами и капиллярами. В протоплазме лютеиновых клеток обнаруживаются липоиды.

Желтое тело 17 дней имеет подобное же строение, но соединительная ткань окружает уже каждую лютеиновую клетку.

Начальные стадии обратного развития желтого тела бывают выражены у коров на 21-й день от начала течки, т. е. незадолго перед наступлением новой «охоты». В желтом теле

этого периода многие лютеиновые клетки представляются сморщенными, а их протоплазма содержит жир.

В желтом теле 23 дней (у коров, убитых через 2 дня после начала «охоты») остаются только немногие лютеиновые клетки, и вследствие этого все образование значительно уменьшается в объеме.

В следующие дни цикла продолжается дальнейший процесс обратного развития желтого тела и превращение его в фиброзное желтое тело, а затем окончательное исчезновение.

Иная картина наблюдается в яичниках при беременности. Яичники стельных коров содержат фолликулы на разных стадиях развития, но по объему они никогда не достигают зрелого граафова пузырька и не овулируют. Желтое тело существует в течение всего периода беременности.

Почти все авторы отмечают, что по своей структуре желтые тела беременности не отличаются от периодических желтых тел. В отношении же начала процесса обратного развития желтого тела беременности мнения исследователей расходятся.

По данным М. Купфера, желтое тело беременности сохраняет свое типичное строение до 8-го месяца стельности.

Ф. М. Лазаренко (1941), основываясь на своих наблюдениях за состоянием желтого тела у коров киргизской породы, находит, что желтое тело не подвергается процессу обратного развития до конца беременности, причем оно даже несколько увеличивается в объеме в течение периода стельности. Однако, начиная со второй половины беременности, желтое тело претерпевает некоторые изменения. В протоплазме лютеиновых клеток появляется специфическая зернистость, дающая реакцию с кислыми красками. Эта зернистость сохраняется в клетках до 9-го месяца включительно.

Приведенная выше литература свидетельствует, что по целому ряду вопросов, касающихся функциональных изменений в половой системе коров, имеются конкретные данные. Однако физиологические особенности животного заставляют подойти более углубленно к исследованию его половой системы.

Прежде всего следует указать, что период течки у коров продолжается недолго. Повидимому, такая особенность цикла связана с гормональной деятельностью яичника и поступлением в кровяное русло в короткий промежуток времени сравнительно небольшого количества фолликулина. Это вполне согласуется с данными Л. М. Мирской (1935), отметившей у коров во время течки слабую корнификацию эпителия влагалища. Кроме того, обращает на себя внимание еще другой факт, говорящий о том, что обмен фолликулярного гормона в организме коровы протекает иначе, чем у многих других животных. Во время беременности у коров с мочой выводится незначительное количество фолликулина. По данным эндокринологической ла-

боратории ВИЖа (Е. В. Завадовская и С. М. Штамлер, 1935); у коров в первую половину стельности можно обнаружить в литре мочи не более 3—5 МЕ фолликулина. Во вторую половину беременности количество гормона увеличивается до 400—800 МЕ в литре мочи, но эта цифра очень мала по сравнению с тем количеством гормона, которое выделяется с мочой у лошади.

В связи с этим, естественно, возникла потребность проследить более детально процессы, протекающие в яичниках коров в различные периоды цикла и беременности.

Параллельно возникли также новые вопросы, касающиеся динамики роста фолликулов, определения степени их зрелости и механизма разрыва стенки граафова пузырька.

Первоначально наше исследование было проведено на массовом материале бойни. Половой аппарат, извлеченный у только что убитых коров, подвергался макроскопическому исследованию. Яичники измерялись и взвешивались. После этого производился подсчет имевшихся в них фолликулов и желтых тел. Далее при помощи нашего прибора изучалось сопротивление стенки фолликулов давлению. Затем желтые тела выдавливались из яичника, причем в каждом отдельном случае отмечалась сила, с которой была произведена эта манипуляция.

Выдавленные желтые тела и отдельные участки яичника в ряде случаев подвергались обработке и микроскопическому исследованию для разрешения вопроса о механической и органической связи желтого тела в различные этапы его развития с окружающей тканью яичника.

Указанное специально исследование мы проводили в связи с тем, что в ветеринарной практике применяется выдавливание желтого тела в случаях, когда оно не подвергается обратному развитию и задерживается в яичнике, искажая нормальный ход полового цикла.

Материалом для специального микроскопического исследования служили, во-первых, яичники коров, добытые у животных со строго учтенным циклом. Во-вторых, яичники и половые пути, взятые на бойне у специально отобранных небеременных коров. И, наконец, яичники коров, находящихся в различных периодах стельности. Срок стельности во всех случаях определялся по размеру плода и степени его развития.

Массовые наблюдения. Крупный рогатый скот, поступающий на бойню, отличается большим разнообразием как в возрастном, так и породном отношении. Однако иногда идут на убой небольшие партии более или менее однородных животных. Проводя массовое исследование, мы в основном пользовались подобными мелкими партиями.

Прежде всего остановимся на данных, полученных в результате исследования яичников телок (табл. 4).

Возраст 7—8 месяцев у телок является переходным. Этот

период жизни обычно совпадает с наступлением половой зрелости. Поэтому естественно, что большая часть из исследованных животных имела уже развитую половую систему. В их яичниках были обнаружены большие фолликулы или желтые тела.

Таблица 4

Состояние яичников у телок в 8-месячном возрасте

Характеристика (яичников)	Количество животных	Средний вес яичников (в г)		Примечание
		большого	меньшего	
Общее количество . . .	14	4,15	2,93	—
В яичниках обнаружены желтые тела	5	5,96	3,46	Сравнительно недавно была течка
В яичниках обнаружены фолликулы с диаметром 1,0 см и больше	5	3,5	2,66	Первая течка должна была наступить в ближайшие дни
В яичниках обнаружены фолликулы с диаметром менее 1,0 см	4	3,22	2,55	Половая зрелость еще не наступила

Как видно из таблицы, резкое увеличение веса яичников у телок связано с образованием желтого тела. Вес последнего обычно доходит до 3 г и несколько больше, в зависимости от стадии развития. Но, кроме того, в яичниках развиваются фолликулы. Из 14 исследованных телок у 5 обнаружены граафовы пузырьки, превышавшие 1,0 см в диаметре. Эти фолликулы имели совершенно прозрачные стенки и выделялись на поверхности яичников.

При помощи прибора нам удалось установить, что фолликулы, в зависимости от стадии развития, выдерживают различное давление. Пузырьки величиной до 1,0 см обычно выдерживают давление выше 800 г; фолликулы большей величины (1,4 см в диаметре) разрываются от давления, равного 750—400 г. Естественно предположить, что эти последние фолликулы находятся в стадии зрелости и должны овулировать в ближайшее время.

Как было упомянуто выше, у 5 телок в яичниках были обнаружены желтые тела. Выдавливая эти желтые тела, мы могли убедиться, что указанная процедура требует приложения значительного усилия и сопровождается травматизацией довольно нежного молодого органа.

Особенно трудно выдавливаются желтые тела, находящиеся в стадии инволюции.

У рожавших коров яичники больше по величине и значительно плотнее, чем у молодых животных. Вес яичников варь-

ирует в пределах от 3 до 11 г, но в среднем выражается в цифрах 6—7 г для яичника, содержащего желтое тело, и 4—5 г для яичника, свободного от них. Развитое желтое тело весит 3—3,9 г.

Выдавливая желтые тела, мы могли установить следующую зависимость между степенью их развития и трудностью извлечения из яичника (табл. 5).

Желтое тело с поверхности одето фиброзной оболочкой, волокна которой, взаимно перекрещиваясь, оплетают все образование и заходят в его глубину. Эта оболочка тоньше в верхней части желтого тела и толще у основания.

Во время выдавливания желтого тела первоначально разрывается оболочка, покрывающая шапочку, выступающую на поверхности яичника. Затем в некоторых случаях следует вторичный разрыв оболочки в направлении, перпендикулярном первому, после чего желтое тело уже сравнительно легко освобождается из своего ложа.

Извлеченное желтое тело сохраняет на своей поверхности сеть соединительнотканых волокон и обрывки кровеносных сосудов. Это указывает на то, что при выдавливании желтого тела его оболочка расщепляется на две пленки.

Подводя итоги нашим наблюдениям, мы видим, что операция удаления желтого тела является весьма серьезной и требует учета цикла и тщательного исследования обоих яичников, так как удаление молодого желтого тела может повлечь за собой сильные кровотечения, а выдавливание желтого тела, находящегося в стадии обратного развития — травматизацию всего яичника и слизистой кишки. Об осложнениях после энуклиации желтого тела у коров сообщает А. П. Студенцов (1948), отмечая кровоизлияния, офориты, образование спаек, которые могут привести к бесплодию.

Фолликулы в яичниках рожавших коров выдерживают так же, как и у телок, различное давление в зависимости от степени своего развития. Иногда в яичниках насчитывается 3—4 фолликула большой величины, но они разрываются от различного давления. Приведем примеры: в правом яичнике коровы имеется большое желтое тело и фолликулы 0,6 см; в левом два крупных фолликула с диаметром 1,4 см. Один из этих пузырьков разорвался от давления 600 г, другой выдержал давление более 800 г. У второй коровы во время течки обнаружено 3 больших фолликула 1,5 см в диаметре. Два фолликула разорвались от давления 300 и 400 г, третий выдержал давление больше 800 г и т. д.

Эти факты указывают, что фолликулы в яичниках коров приходят к зрелости не одновременно. Обычно разрывается во время течки один, реже два фолликула: остальные подвергаются атрезии, несмотря на то, что они имеют значительный размер.

Удаление желтого тела на разных стадиях развития

Состояние яичников	Диаметр желтого тела в см	Результаты выдавливания
1. Свежее желтое тело в стадии формирования (возраст 2—3 дня)	1,5	Оболочка, покрывающая желтое тело, легко разрывается (давление около 700 г). Наружу выдавливается масса, состоящая из лютеиновых клеток и сгустка крови. Часть лютеиновых клеток и капсула остаются в яичнике
2. Формирующееся желтое тело (возраст 5—7 дней)	1,7—2	При надавливании выпадает желтое тело, окруженное нежной капсулой (давление 700—800 г, иногда несколько больше)
3. Сформированное желтое тело (возраст 9—14 дней)	2,0—2,5	Желтое тело выдавливается из яичника целиком, но необходимо приложить силу, в 2—3 раза большую, чем в предыдущем случае
4. Желтое тело в начальных стадиях обратного развития	1,8—2	Желтое тело выдавливается с большим трудом, причем травмируется яичник и разрываются фолликулы
5. Старое желтое тело в конце периода течки	1,7—1,8	Желтое тело не выдавливается. Может быть извлечено после надреза оболочки. Яичник сильно травмируется
6. Фиброзное желтое тело	0,6—0,7	Желтое тело не выдавливается

Яичники очень старых, многопородивших коров в среднем весят 3,5—4 г и представляются сильно уплотненными органами, на поверхности которых выступают рубцы. Желтых тел нет, отсутствуют также фолликулы.

Среди массового материала бойни попадались животные, в яичниках которых были обнаружены кисты. Кистозные изменения яичников — нередкое явление у коров. Животные в ряде случаев остаются бесплодными. Кисты яичников, особенно фолликулярные, достигают больших размеров. Изучая сопротивление стенки кист давлению, мы могли отметить, что фолликулярные кисты обычно выдерживали, не разрываясь, очень большое давление. И только в редких случаях кисты, имевшие 5—6 см в диаметре, разрывались от давления в 800 г. Особенно мощно развитая стенка фолликулярных кист обнаруживалась в тех случаях, когда параллельно наблюда-

лись патологические изменения периметрия. Эти данные показывают, что в большинстве случаев осторожное ощупывание яичников, имеющих кисты, не является опасным в смысле разрыва кист с последующим грозным кровоизлиянием.

Микроскопическая картина яичников коров в различные периоды полового цикла следующая.

Как видно из таблиц 6 и 7, материал, использованный для микроскопического исследования, охватывает основные стадии развития граафова пузырька, период овуляции и различные стадии образования желтого тела.

Изучая этот материал, прежде всего можно отметить ряд общих положений. Яичники исследованных коров во все периоды полового цикла содержали фолликулы, находящиеся на разных стадиях развития и атрезии. На препаратах в корковом веществе под белочной оболочкой всегда можно было обнаружить примордиальные фолликулы, а глубже — везикулярные фолликулы средней величины. Более крупные фолликулы встречались у животных, убитых в период охоты, у каждой коровы в одном из яичников. Это подтверждает данные других авторов о том, что процесс интенсивного роста фолликулов у коров обычно протекает в одном из яичников, находящемся в более деятельном состоянии. В этих случаях во втором яичнике обнаруживается еще большое желтое тело. Повидимому, овуляция у коров чаще происходит попеременно, то в правом, то в левом яичнике. Однако процессы, протекающие в яичниках, регулируются общими факторами, что позволяет изображать динамику развития фолликула и желтого тела, находящихся в разных яичниках, в виде согласованных кривых.

Состояние яичников в первые часы охоты (коровы № 1 и № 2 кастрированы — первая через 7, вторая через 12 часов от начала охоты) описано ниже.

Яичники указанных коров содержали фолликулы, среди которых можно было выделить пузырьки, по величине значительно превышающие остальные. Их диаметр равнялся 0,9—1,0 см, а наружная стенка была прозрачна и выдавалась на поверхности органа. Повидимому, указанные пузырьки должны были овулировать в ближайшие часы. Кроме фолликулов, у обеих коров в одном из яичников находилось крупное желтое тело прошлой овуляции.

На микроскопических препаратах фолликулы средней величины, располагающиеся в корковом веществе яичника, имели уже развитые наружные оболочки. Соединительнотканная оболочка была всегда сильнее выражена в более крупных фолликулах. Среди клеток фолликулярного эпителия довольно часто попадались митозы.

На срезах через стенку крупных фолликулов можно было видеть, что почти всюду гранулеза имела более или менее

Таблица 6

Общие данные о коровах калмыцкой породы, кастрированных в различные сроки от начала охоты

№ коров	Возраст животных	Кастрировано от начала охоты через	Состояние яичников: I—правый, II—левый	
1	7 лет	7 часов	I Большое желтое тело (диаметр $2,4 \times 1,8$ см); фолликулы с диаметром $0,9-0,8$ см; фиброзное желтое тело. II Фолликулы с диаметром $1,0; 0,8; 0,5$ см.	
2	7 "	12 "	I Желтое тело (диаметром $1,8 \times 1,25$ см); фолликулы с диаметром $0,8-0,3$ см. II Фолликулы с диаметром $1,0-0,4$ см.	
3	8 "	18 "	I Большой фолликул (диаметр $1,5$ см). II Желтое тело (диаметр $1,7 \times 1,1$ см); фолликулы с диаметром $0,6$ см; фиброзное желтое тело.	
4	8 "	30 "	I Желтое тело прошлой овуляции (диаметр $2,7 \times 2,0$ см); фолликулы с диаметром $0,6$ см. II Фолликулы с диаметром $1,5-0,8$ см.	
5	—	30 "	I Большое желтое тело прошлой овуляции; фолликулы. II Большие фолликулы.	
6	—	30 "	I Овулировавший фолликул; фолликулы с диаметром $0,5$ см. II Желтое тело прошлой овуляции; фолликулы средней величины.	
7	—	33 "	I Овулировавший фолликул; старое желтое тело (диаметр $1,5 \times 1,2$ см); фолликулы с диаметром $0,4$ см. II Старое желтое тело; фолликулы средней величины.	
8	—	36 "	I Желтое тело прошлой овуляции; фолликулы с диаметром $0,6$ см. II Овулировавший фолликул; фолликулы средней величины.	
9	—	40 "	I Желтое тело прошлой овуляции (диаметр $1,1 \times 0,8$ см); фолликулы с диаметром $0,5$ см. II Овулировавший фолликул.	
10	9 лет	43 "	I Желтое тело прошлой овуляции (диаметр $1,3$ см). II Фолликулы с диаметром $0,7-0,6$ см; фиброзное желтое тело.	
11	—	45 "	I Желтое тело прошлой овуляции (диаметр $1,1 \times 1,1$ см); фолликул с диаметром $1,0$ см. II Овулировавший фолликул; небольшие фолликулы.	

№ коров	Возраст животных	Кастрировано от начала охоты через	Состояние яичников: I—правый, II—левый	
12	7 лет	120 часов	I Свежее желтое тело (диаметр $1,8 \times 1,1$ см.); фолликулы с диаметром 0,4 см. II Старое желтое тело; фолликулы с диаметром 0,5 см.	
13	—	7 дней	I Фолликулы средней величины; старое желтое тело. II Большое желтое тело; фолликулы с диаметром 0,5 см.	
14	7 лет	10 „	I Желтое тело (диаметр $2 \times 1,7$ см); фолликулы с диаметром 0,5 см. II Фолликулы с диаметром 0,5 — 0,6 см; старое желтое тело.	

Таблица 7

Общие данные о коровах, убитых в различные периоды цикла (материал бойни)

№ коров	Состояние яичников	Стадия цикла
15	1. Большое желтое тело (диаметр $2,2 \times 2$ см); фолликулы с диаметром от 0,7 до 0,9 см. 2. Большой фолликул с диаметром 1,0 см; фолликулы средней величины. Фиброзное желтое тело.	Предтечка
16	1. Большое желтое тело (диаметр 2,5 см); фиброзное желтое тело, фолликулы с диаметром 0,5—0,8 см. 2. 6 фолликулов с диаметром 0,7—0,5 см; фиброзное желтое тело.	Межтечковый период. Желтое тело закончило процесс своего развития.
17	1. 2 желтых тела с диаметром $2 \times 1,6$ см; фолликулы с диаметром 0,4—0,3 см; фиброзные желтые тела. 2. Фолликулы с диаметром 0,6—0,7 см; фиброзные желтые тела.	Межтечковый период. Желтые тела закончили процесс своего развития.
18	1. Желтое тело (диаметр 2,1 см); фолликул диаметром до 0,8 см; фиброзное желтое тело.	Межтечковый период. Желтые тела закончили процесс своего развития.
19	1. Желтое тело (диаметр 2,1 см); фиброзные тела. Фолликул с диаметром 1,0 см; остальные до 0,7 см. 2. Фолликулы с диаметром 0,5 см; фиброзные желтые тела.	Межтечковый период. Желтое тело закончило свое развитие.

одинаковую толщ (65—70 микронов) и была построена из 9—12 рядов клеток. Фигуры деления в эпителии этих фолликулов попадались, но значительно реже, чем в небольших пузырьках. Протоплазма клеток, примыкавших к пограничной мембране, содержала в своей базальной части мелкие капельки жира. Соединительнотканые оболочки крупных фолликулов имели ясно выраженное волокнистое строение, причем внутренняя оболочка без резкой границы переходила в наружную. Однако среди соединительнотканых элементов сосудистой оболочки выделялись овальной формы клетки с округ-

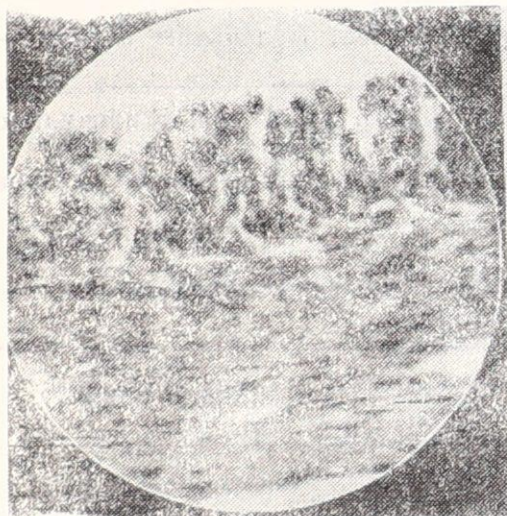


Рис. 22. Стенка большого фолликула из яичника коровы, кастрированной через 7 часов от начала охоты.

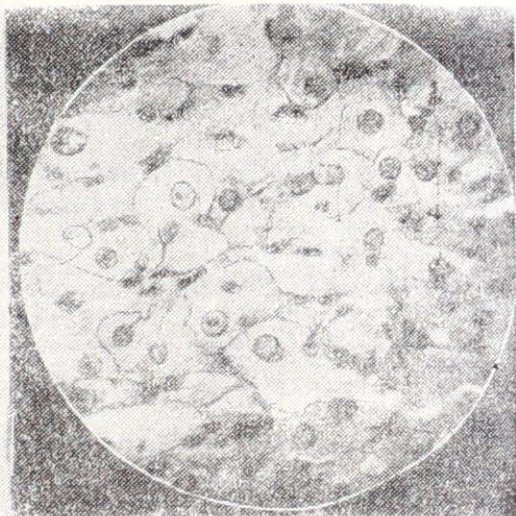


Рис. 23. Желтое тело коровы № 1, кастрированной через 7 часов от начала охоты.

лым или овальным ядром. Протоплазма этих клеток содержала липоиды. В оболочках разветвлялись щелевидные капилляры. Толщина соединительнотканых оболочек несколько колебалась в разных участках фолликула (65—80 микронов). Стенка подобного фолликула изображена на фотографии (рис. 22).

У коровы, кастрированной через 7 часов от начала охоты, желтое тело прошлой овуляции, как видно из прилагаемой фотографии (рис. 23), еще достаточно хорошо сохранило свою структуру. Всюду выделялись лютеиновые клетки с шаровидным, хорошо окрашивающимся ядром. Нередко попадались двуядерные клетки.

Протоплазма лютеиновых клеток содержала жир в виде мелких гранул. Текальные клетки желтого тела располагались главным образом вблизи более мощных соединительнотканых тяжей и кровеносных сосудов.

У коровы № 2, кастрированной через 12 часов от начала охоты, желтое тело прошлой овуляции тоже достаточно хорошо сохранило свою структуру, но все же среди общей массы

нормальных лютеиновых клеток попадались уже сморщенные, с измененным ядром. В отдельных участках желтого тела более отчетливо выступали соединительнотканые элементы.

Яичники коров через 18—30 часов от начала охоты (коровы № 3, 4, 5) содержали уже очень крупные фолликулы (1,5 см в диаметре) и одновременно еще большие желтые тела прошлой овуляции.

Рассматривая на микроскопических препаратах стенку крупных фолликулов (рис. 24), можно отметить некоторые особенности в ее строении. В связи с ростом пузырька в его

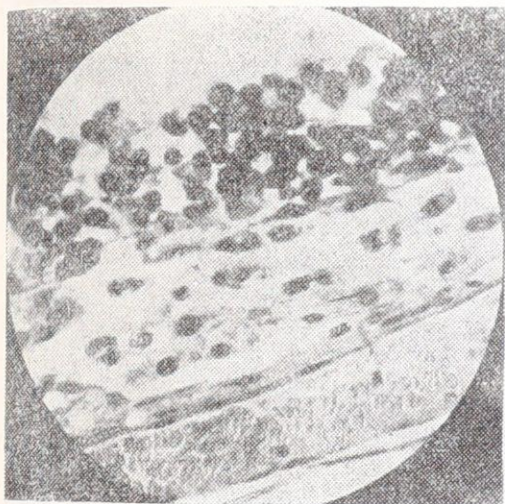


Рис. 24. Стенка фолликула коровы № 3, кастрированной через 18 часов от начала охоты.

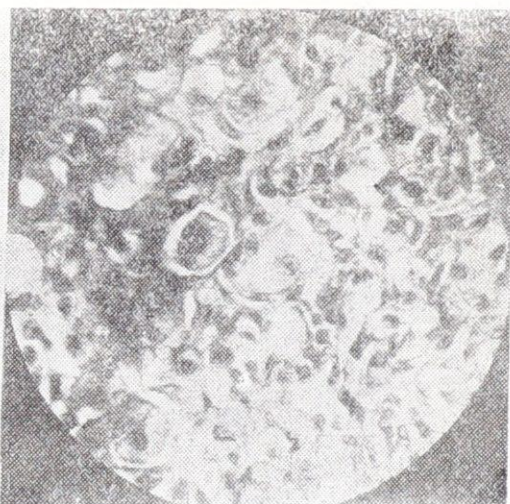


Рис. 25. Желтое тело коровы № 3, кастрированной через 18 часов от начала охоты.

стенке произошли существенные изменения. Эти изменения наиболее ярко выражены в сосудистой оболочке фолликулов. Указанная оболочка всех больших фолликулов имела разрыхленный вид и была богато васкуляризирована. На границе между внутренней и наружной соединительноткаными оболочками выделялись более крупные, наполненные кровью сосуды. Текальные клетки во внутренней оболочке выступали более четко. Можно было отметить некоторое увеличение объема этих клеток в связи с накоплением в их протоплазме жира.

Гранулеза больших фолликулов тоже представлялась несколько измененной. Фигуры деления среди ее клеток уже стали редкой находкой. Кроме того, местами количество рядов клеток значительно уменьшилось, особенно в той части стенки фолликула, которая выступала на поверхности яичника. Более ярко эта картина была выражена в фолликулах у коров, кастрированных через 30 часов от начала охоты. Повидимому, указанная стадия развития фолликулов соответствовала «предовуляторной», достаточно подробно описанной нами у свиньи.

Желтые тела прошлой овуляции в яичниках всех коров имели уже ярко выраженные признаки обратного развития. На препаратах (рис. 25) лютеиновые клетки были сморщены, а их ядра пикнотически изменены. Вследствие массовой гибели лютеиновых клеток более отчетливо выделялись соединительнотканые клетки.

Овуляция и первые стадии развития желтого тела у коров № 6, 7, 8, 9.

У одной коровы, кастрированной через 30 часов, и у всех остальных коров, кастрированных через 33 часа и позже от начала охоты, были обнаружены в яичниках овулировавшие фолликулы.

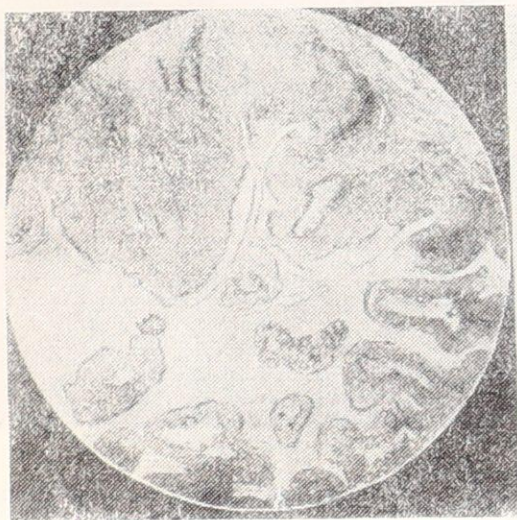


Рис. 26. Овулировавший фолликул коровы № 7, кастрированной через 33 часа от начала охоты.

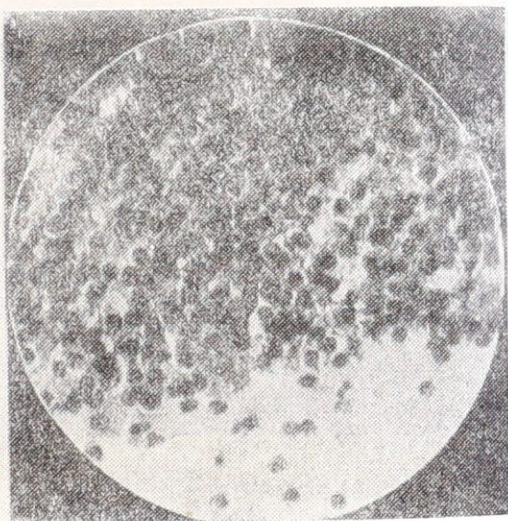


Рис. 27. Стенка овулировавшего фолликула коровы № 7, кастрированной через 33 часа от начала охоты.

По величине эти фолликулы несколько варьировали в зависимости от степени кровоизлияния и количества оставшейся в полости фолликулярной жидкости. Место разрыва было закрыто пробкой фибрина, которая отчетливо выделялась в виде красной или буровой шапочки на поверхности спавшегося пузырька.

Наиболее ранняя стадия изменений в овулировавшем фолликуле была отмечена у коров (№ 6, 7), кастрированных через 30 и 33 часа от начала охоты.

Общий вид разорвавшегося фолликула изображен на фотографии (рис. 26). Наружная стенка пузырька сильно спалась, благодаря чему внутренние оболочки образовали ряд складок, вдающихся в полость. Сосуды вокруг овулировавших фолликулов, и особенно *th. internae*, расширены и наполнены кровью. Фолликулярный эпителий всюду хорошо сохранен и отграничен от соединительнотканых оболочек, причем после

спадания стенок фолликула ширина гранулезы значительно увеличилась (рис. 27), а ее клетки приняли овальную или многогранную форму.

При детальном изучении препаратов можно было отметить, что среди клеток фолликулярного эпителия сравнительно редко попадались фигуры деления. Ядра большинства клеток были шаровидны и богаты хроматином. Протоплазма клеток не содержала жира.

Соединительнотканые оболочки овулировавших фолликулов были разрыхлены; в них выделялись расширенные капилляры и мелкие кровеносные сосуды. Текальные клетки были несколько увеличены в объеме и содержали липоиды в виде

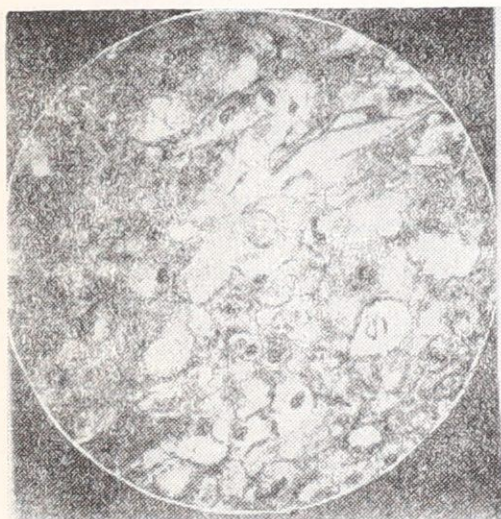


Рис. 28. Старое желтое тело коровы № 7, кастрированной через 33 часа от начала охоты.

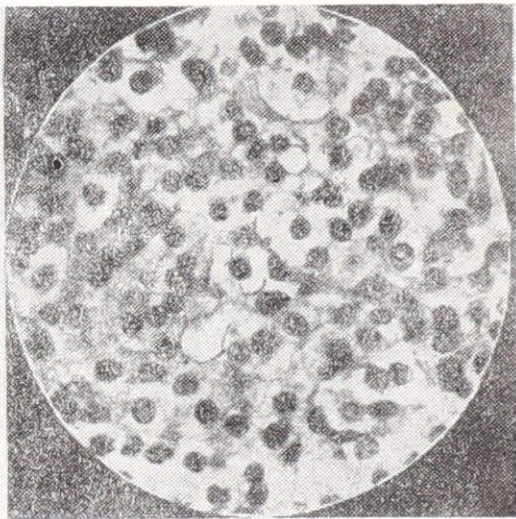


Рис. 29. Измененные клетки фолликулярного эпителия в овулировавшем фолликуле через 40 часов от начала охоты.

мелких гранул. Между текальными клетками, а также между фолликулярными клетками попадались сравнительно часто лейкоциты.

Полость фолликула была выполнена остатками фолликулярной жидкости, смешанной с кровью.

Старое желтое тело прошлой овуляции, как видно из прилагаемой фотографии (рис. 28), находилось в далеко зашедшей стадии обратного развития. Почти все лютеиновые клетки имели явные признаки дегенерации.

У коровы № 8, кастрированной через 36 часов от начала охоты, общее состояние овулировавшего фолликула было почти такое же, как у вышеописанных коров № 6 и 7. Однако клетки фолликулярного эпителия несколько увеличились в объеме. Строма, окружающая фолликул, была еще гиперемизована и разрыхлена. Всюду выделялись расширенные лимфатические сосуды.

У коровы № 9, кастрированной через 40 часов от начала охоты, стенка овулировавшего фолликула представлялась еще сильно складчатой, но периферические клетки фолликулярного эпителия уже выявляли признаки лютеинизации (рис. 29). Так как процесс был выражен не всюду одинаково, можно было проследить различные стадии превращения фолликулярных клеток в лютеиновые; при этом можно было отметить гипертрофию как тела клетки, так и ядра.

Среди общей массы клеток попадались митозы, причем нередко встречались и abortивные митозы. В этот период развития желтого тела в краевые участки гранулезы проникали тяжи соединительнотканых оболочек и капилляры.

На месте разрыва пузырька (рис. 30) *th. interna* довольно сильно разрослась и вместе с гипертрофированными фолликулярными клетками вышла на поверхность яичника, образуя пробку, закрывающую отверстие.



Рис. 30. Место разрыва в фолликуле из яичника коровы № 9, кастрированной через 40 часов от начала охоты.



Рис. 31. Образующееся желтое тело коровы, кастрированной через 43 часа от начала охоты.

У коровы № 10, кастрированной через 43 часа от начала охоты, овуляция, повидимому, произошла несколько раньше, чем у предыдущих коров, так как обнаруженное в яичнике желтое тело было уже в стадии васкуляризации. Лютеиновая кайма была довольно широкой, и между гипертрофированными лютеиновыми клетками имелись капилляры и тяжи соединительной ткани (рис. 31). Однако лютеиновые клетки еще не достигли своего обычного размера.

Старое желтое тело прошлой овуляции, а также желтое тело позапрошлой овуляции изображены на фотографиях (рис. 32, 33). Они являются фиброзными образованиями. Лютеиновые клетки в них уже совершенно отсутствуют, а жир находится в соединительнотканых клетках.

У коровы № 11, кастрированной через 45 часов от начала охоты, был обнаружен недавно овулировавший фолликул. По своему строению он был похож на овулировавшие фолликулы.

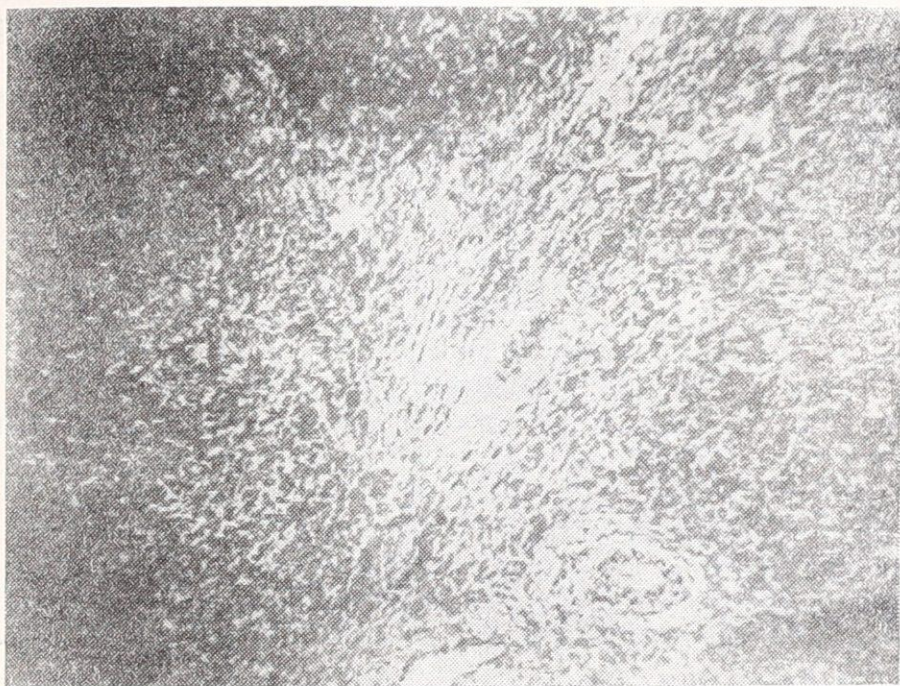


Рис. 32. Корова № 10. Желтое тело прошлой овуляции.

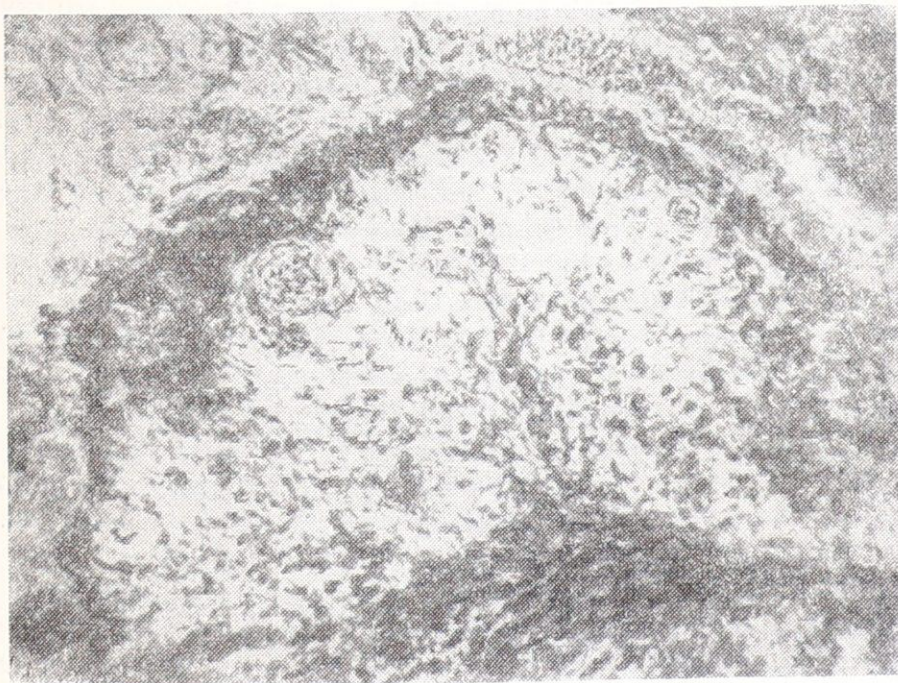


Рис. 33. Корова № 10. Фиброзное желтое тело.

обнаруженные у коров, кастрированных через 23—36 часов от начала охоты. Повидимому, у данной коровы овуляция произошла несколько позднее 33 часов от начала охоты.

У коровы № 12, кастрированной через 120 часов от начала охоты, было обнаружено желтое тело, уже достаточно хорошо развитое. Широкая складчатая лютеиновая кайма окружала соединительнотканное ядро, образованное за счет проросших с периферии тяжей соединительной ткани. Лютеиновые клетки имели уже типичный вид и были окружены капиллярами. Протоплазма лютеиновых клеток содержала липоиды и коллоидные шары. Однако процесс развития желтого тела еще не закончился, так как среди лютеиновых клеток попадались митозы (рис. 34); митозы наблюдались также среди клеток в тяжах соединительной ткани.

Строение развитого желтого тела коров. У коров № 13 и 14, кастрированных через 7 и 10 дней от начала охоты, были обнаружены желтые тела, уже заканчивавшие свое развитие. Они достигли предельной величины, и в них выступали характерные особенности строения. Так как аналогичное состояние желтых тел было обнаружено и у других коров в межтечковом периоде, мы дадим их общее описание.

Несомненно, в строение желтого тела коров входят как лютеиновые клетки, так и текальные. Лютеиновые клетки по своему строению весьма сходны у парнокопытных. У коровы они овальной, многогранной, иногда несколько вытянутой формы. В протоплазме клеток, кроме липоидов, количество которых колеблется в зависимости от функционального состояния, имеются еще пигмент и коллоидные шары.

Лютеиновые клетки обычно имеют одно ядро пузырчатой формы, бедное хроматином. У коров, по сравнению с другими животными, довольно часто попадаются и двуядерные клетки. В желтом теле коров лютеиновые клетки легко отличимы от малоизмененных текальных клеток. Последние в период развития желтого тела не подвергаются сильной гипертрофии и поэтому в развитом желтом теле менее выражены, чем у свиньи. Текальные клетки располагаются главным образом вблизи соединительнотканых тяжей и сосудов, но они также имеются между лютеиновыми клетками. Текальные клетки подвергаются некоторой гипертрофии в период обратного развития желтого тела и выделяются на препаратах в период, когда лютеиновые клетки погибают. Текальные клетки сохраняются дольше в желтом теле и содержат жир.

Общая картина развитого желтого тела изображена на рисунке 35 (корова № 14 кастрирована на 10-й день от начала охоты). Жир в желтом теле имеется в большом количестве, но он распределен неодинаково по всем клеткам: одни лютеиновые клетки наполнены им, другие содержат только мелкие гранулы.

Атрезия фолликулов. Маленькие и средней величины фолликулы имелись в яичниках всех коров. Многие из фолликулов имели совершенно нормальное строение и находились в периоде роста. Это вполне соответствует данным, приведенным выше, и показывает, что рост фолликулов у коров продолжается, по меньшей мере, два половых цикла.

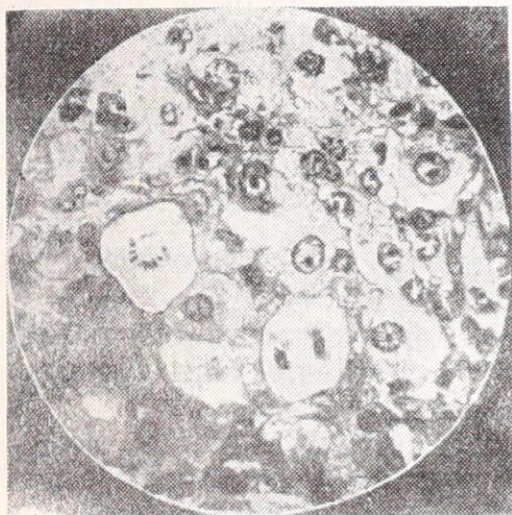


Рис. 34. Желтое тело коровы № 12, кастрированной на 5-й день от начала охоты.

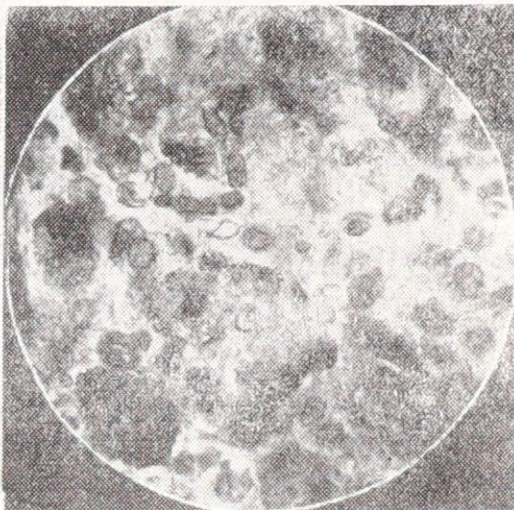


Рис. 35. Желтое тело коровы № 14, кастрированной через 10 дней от начала охоты.

Изучая яичники коров с учтенным циклом, а также массовый материал бойни, можно отметить, что в начальном периоде охоты обычно насчитывается больше крупных фолликулов, чем желтых тел. Этот факт показывает, что не все большие фолликулы овулируют. Действительно, обычно разрывается только один пузырек, реже два и очень редко больше. Остальные фолликулы подвергаются атрезии.

Атрезия фолликулов у коров, так же как у свиньи и у других животных, протекает различно, в зависимости от степени развития пузырька. Однако этот процесс у коров имеет своеобразные черты. Прежде всего следует отметить, что часто среди фолликулов средней величины в начальном периоде атрезии фолликулярный эпителий не только сохраняется, но и подвергается гипертрофии, причем клетки фолликулярного эпителия в этом случае напоминают лютеиновые клетки, находящиеся в начальных стадиях лютеинизации. В таких атретических фолликулах *th. interna* охватывает плотным кольцом все образование и дает отростки вглубь. Гибель гипертрофированных клеток фолликулярного эпителия в таких атретических фолликулах наступает уже после того, как соединительнотканые оболочки подвергнутся гиалиновому перерождению.

Более крупные фолликулы в период течки подвергаются

процессу атрезии иногда до овуляции, иногда после. В последнем случае атрезия наблюдается в пузырьках, лежащих рядом с овулировавшим фолликулом, причем в полости таких фолликулов обнаруживаются форменные элементы крови, а в стенках—разрыв сосудов и пристеночные кровоизлияния. Подобные находки позволяют высказать предположение, что в период резкой гиперемии яичника неовулировавшие фолликулы, находящиеся в соседстве с овулировавшим, не были достаточно подготовлены к разрыву. Кроме того, происшедшая овуляция в одном фолликуле могла несколько ослабить напряжение стенки соседнего фолликула, и эта стенка выдержала кратковременное повышение внутрифолликулярного давления.

В крупных фолликулах, подвергающихся процессу атрезии до периода овуляции, можно видеть, что в первую очередь погибает фолликулярный эпителий и разрастается *th. interna*. В дальнейшем фолликулярная жидкость, находящаяся в фолликуле, исчезает и образование спадается. Текальные оболочки подвергаются гиалиновому перерождению.

Изучая строю коркового вещества яичников коров, можно видеть, что она в основном построена из соединительнотканых веретенообразных клеток. Типичных интерстициальных клеток нет. У коровы эти клетки, так же как и у свиньи, сосредоточены в атретических фолликулах и желтых телах.

Дифференцировка фолликулярных и текальных клеток и изменчивость величин их ядер. Как указывалось выше, в результате изучения строения яичников свиней мы могли установить определенную закономерность нарастания объема ядер во время превращения фолликулярного эпителия в лютеиновые клетки. Динамика этого превращения достаточно ярко выражалась в изменчивости характера вариационного ряда величины ядер клеток в различные периоды формирования желтого тела. Аналогичное исследование было произведено и у коров.

Данные измерения клеток фолликулярного эпителия и лютеиновых представлены в таблице 8.

Как видно из таблицы 8, клетки фолликулярного эпителия, превращаясь в лютеиновые желтого тела, увеличиваются в диаметре почти в 4 раза; текальные же клетки увеличиваются в объеме меньше и выступают более отчетливо на вполне развитых желтых телах, особенно в начальной стадии их обратного развития.

Детально изучая изменения, происходящие во время образования желтого тела, мы могли отметить, что в первом периоде его развития среди клеток несколько измененного фолликулярного эпителия во время превращения их в лютеиновые клетки встречаются митозы. Эти митозы протекают нормально, но имеет место также и абортный митоз, в результате

Таблица 8

Размер клеток фолликулов и желтого тела коров

Коровы №	Измеренный объект	Диаметр клеток в микронах	
		фолликулярные и лютеиновые	текальные
Корова № 1 7 часов охоты	Фолликул 0,9 см	7—8,5	Вытянуты 9—12
Корова № 3 18 часов охоты	Фолликул 1,5 см	7—8,5	Вытянуты 9—12
Корова № 8 36 часов охоты	Овулировав- ший фолли- кул	12	14—15
Корова № 12 120 часов охоты	Желтое тело	30—31	14—15
Корова № 1 7 часов охоты	Старое желтое тело	31	19,2

которого образуются двуядерные клетки, процент которых в развитом желтом теле доходил до 2.

Лютеиновые клетки в желтом теле коров не теряют способности к делению, уже будучи достаточно дифференцированными. Так, в желтом теле коровы № 12, кастрированной через 5 дней от начала охоты, попадались митозы; правда, большинство из них следовало отнести к абортным. Остановимся на некоторых примерах. Рисунок 36 изображает лютеиновую клетку, протоплазма которой отчетливо разделена на два пояса: периферический, содержащий включение, и центральный. В центральном видны хромосомы (метафаза). Исходя из структуры клетки, наиболее вероятным нужно считать, что разделится ядро и окружающая его протоплазма, периферический же участок протоплазмы не разделится. В этом же желтом теле были обнаружены лютеиновые клетки с двумя дочерними клубками, окруженными эндоплазмой; периферическая часть клеток не разделилась.

Указанные примеры относятся к лютеиновым клеткам, в протоплазме которых на препаратах, проведенных через спирты, оставались пустоты; в этих пустотах, как показало специальное исследование других срезов, находился жир. Но мы видели также лютеиновые клетки в различных стадиях деления, в протоплазме которых обнаруживались коллоидные шары различной величины. В большинстве случаев митоз в этих клетках протекал так же, как и в клетках, содержащих жир.

Во вполне развитых желтых телах деления лютеиновых

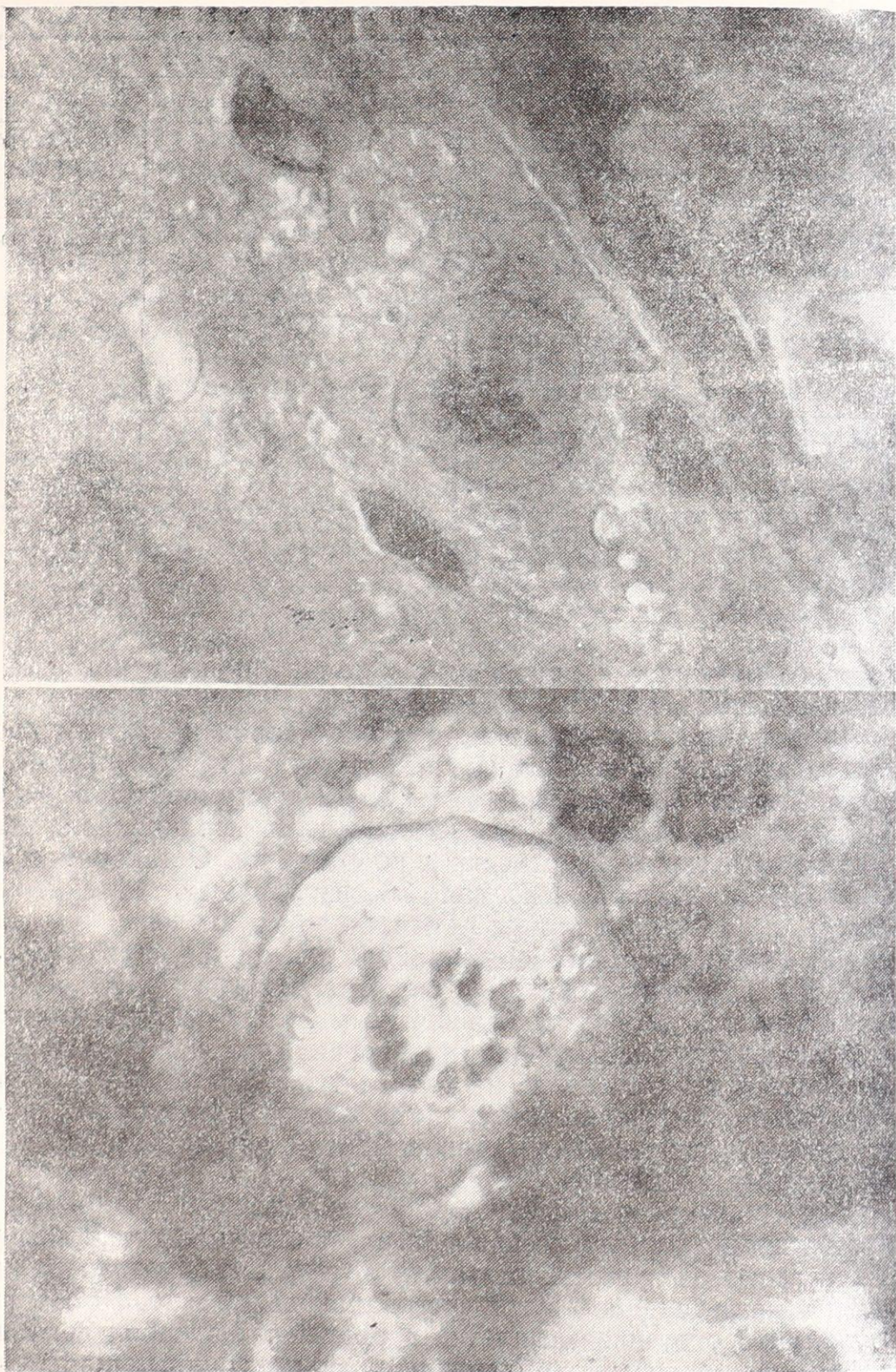


Рис. 36. Митоз лютеиновых клеток в желтом теле коровы.

клеток—чрезвычайно редкие находки. В одном случае в старом желтом теле, находившемся уже в периоде обратного развития, нами была обнаружена двуждерная клетка, одно ядро которой находилось в стадии метафазы (рис. 36). В окружности почти все клетки были сморщены, и их ядра пикнотически изменены. Эти находки в желтых телах коров указывают, что достаточно дифференцированные клетки обладают определенной потенцией к делению. В зависимости от условий окружающей среды и количества накопления тех или других веществ в клетке митоз может протекать нормально или давать те или другие отклонения.

Мы считаем необходимым остановиться на указанных особенностях развития желтого тела коров, так как ниже мы приводим данные об изменчивости величин клеточных ядер.

Однако общее количество митозов в желтом теле сравнительно невелико, и наличие их при измерении большого количества ядер в значительной мере не отражается на изменчивости характера кривой.

В результате измерения ядер клеток, входящих в строение фолликула и желтого тела, получены данные, часть цифрового материала которых представлена в виде вариационных кривых (рис. 37).

Мы коротко остановимся на этих данных, так как они в значительной мере сходны с теми, которые были получены нами при изучении изменчивости величины ядер клеток у свиней.

Вариационные кривые величины ядер клеток, входящих в

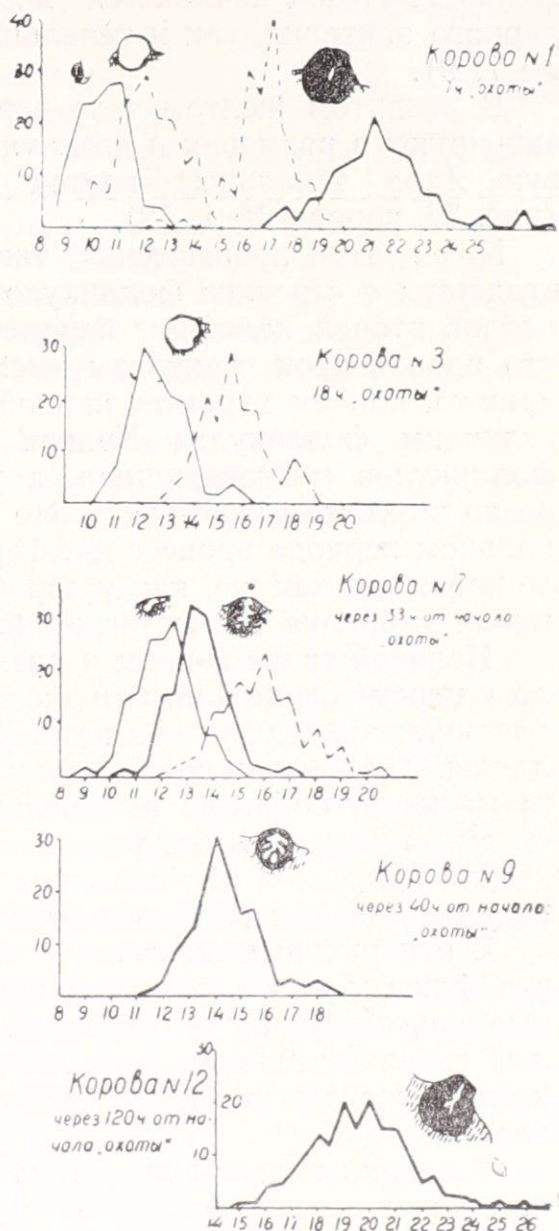


Рис. 37. Вариационные кривые величин ядер фолликулярного эпителия (тонкая черта); лютеиновых клеток (толстая черта); текальных клеток (пунктир).

строение зрелых фолликулов, представлены на рисунке 37 (коровы № 1, 3). Ядра фолликулярного эпителия дают кривую с ярко выраженным эксцессом. Ядра текальных клеток больше ядер клеток фолликулярного эпителия.

В овулировавшем фолликуле сейчас же после разрыва и спадания стенок начинается гипертрофия клеток как фолликулярного эпителия, так и текальных клеток (рис. 37, коровы № 7, 9).

В развитом желтом теле ядра лютеиновых клеток сильно варьируют в размерах и дают типичную многовершинную кривую. Ядра текальных клеток значительно не изменяются (рис. 37, коровы № 1, 12).

Нами были произведены также измерения ядер клеток, входящих в строение фолликулов, развивающихся в яичниках плодов второй половины беременности. Изменения показали, что ядра клеток гранулезы имеют типичную вариационную кривую, причем характер кривой изменяется в зависимости от величины фолликула. Кривая ядер эпителия небольших фолликулов многовершинна, а у крупных фолликулов имеет резко выраженный эксцесс. Это говорит о том, что в эмбриональном периоде процесс дифференцировки клеток в фолликуле протекает так же, как у взрослых, хотя фолликулы в яичниках эмбриона не достигают большого размера.

Половой тракт коровы в различные периоды полового цикла и перемещение яиц в трубах. Матка коровы двурога. В ней различают шейку, тело и рога. Шейка толстостенная, 7—11 см длины. Тело матки сравнительно короткое—1—3 см длины. Рога матки дугообразно изгибаются (у нестельной коровы 20—30 см длины). Они без резкой границы переходят в яйцеводы. Длина яйцеводов колеблется от 25 до 30 см, в абдоминальном отделе яйцеводы образуют бурсу.

В отношении микроскопического строения можно отметить, что бурса у коров, согласно нашим данным, включает основные слои брюшины и построена так же, как у свиньи, но рыхлый соединительнотканый слой толще. В нем по ходу кровеносных сосудов располагается сравнительно много жировых клеток.

Фимбрии воронки являются местом, где мезотелий брюшины переходит в эпителий яйцеводов.

Развитие и строение яйцеводов коров исследовано О. П. Ржевуцкой (1950). Объектом служили эмбрионы, начиная с трехмесячного возраста, телки и взрослые коровы. Данные приведены в возрастном аспекте и касаются всех трех оболочек яйцевода.

У эмбрионов трехмесячного возраста в яйцеводах обнаруживаются закладки этих оболочек. Эпителий высокопризматический с хорошо выраженными границами. Первые складки слизистой заметны у эмбрионов трех месяцев. К 7 месяцам

складки разрастаются и образуют складки второго порядка, развитие которых продолжается и после рождения до двухлетнего возраста. Согласно данным автора, эпителий слизистой яйцеводов у эмбрионов многорядный, причем реснички на клетках эпителия появляются на пятом месяце утробной жизни. После рождения эпителий изменяется из многорядного в однослойный мерцательный с наличием базальных клеток, служащих для замещения погибающих клеток. Такой характер эпителия сохраняет у телок до двух лет.

У взрослых коров эпителий становится многорядным, причем среди клеток появляются и секреторные.

Мышечная оболочка яйцеводов закладывается у эмбрионов трех месяцев, а у семимесячных она уже сформирована и достигает толщины 48 микронов. В яйцеводах взрослых коров эта оболочка 68 микронов толщины. Серозная оболочка сформирована у эмбриона семи месяцев и имеет толщину 16 микронов.

Данные о микроскопическом строении матки коров, также как и других домашних животных, основываются на исследованиях В. Элленбергера (1879, диссертация). Однако эти данные в некоторых разделах устарели.

Д. Хэммонд (1927) приводит материалы о циклических изменениях в матке коров и изменениях при беременности, причем описание сопровождается иллюстрацией в виде микрофотографий, но съемка произведена при малом увеличении и не дает представления о строении слизистой.

Гистологические изменения в строении слизистой оболочки во время течки у коров описаны также Шреером (1933). Особенности строения мышц и их топография у коров представлены Ю. О. Ивановым (1925).

Специально строению матки коров посвящена докторская диссертация О. П. Ржевуцкой¹.

При описании микроскопического строения матки коров мы приводим микрофотографии (рис. 38, 39), дополняя литературные данные некоторыми наблюдениями.

Матка коровы в своих отделах (рога, тело, шейка) имеет различие в строении слизистой, мышечной и серозной оболочек, причем необходимо учитывать функциональные изменения, происходящие в органе.

Рассматривая матку половозрелых молодых нерожавших животных, можно отметить, что слизистая рогов развита неодинаково по всей поверхности, местами образует углубления и возвышения. Вследствие этого на поперечном разрезе рога выявляется неправильной формы щелевидная полость.

Слизистая имеет характерные для жвачных возвышения —

¹ По сообщению автора, проф. О. П. Ржевуцкой (Ставрополь), материалы готовятся к печати.

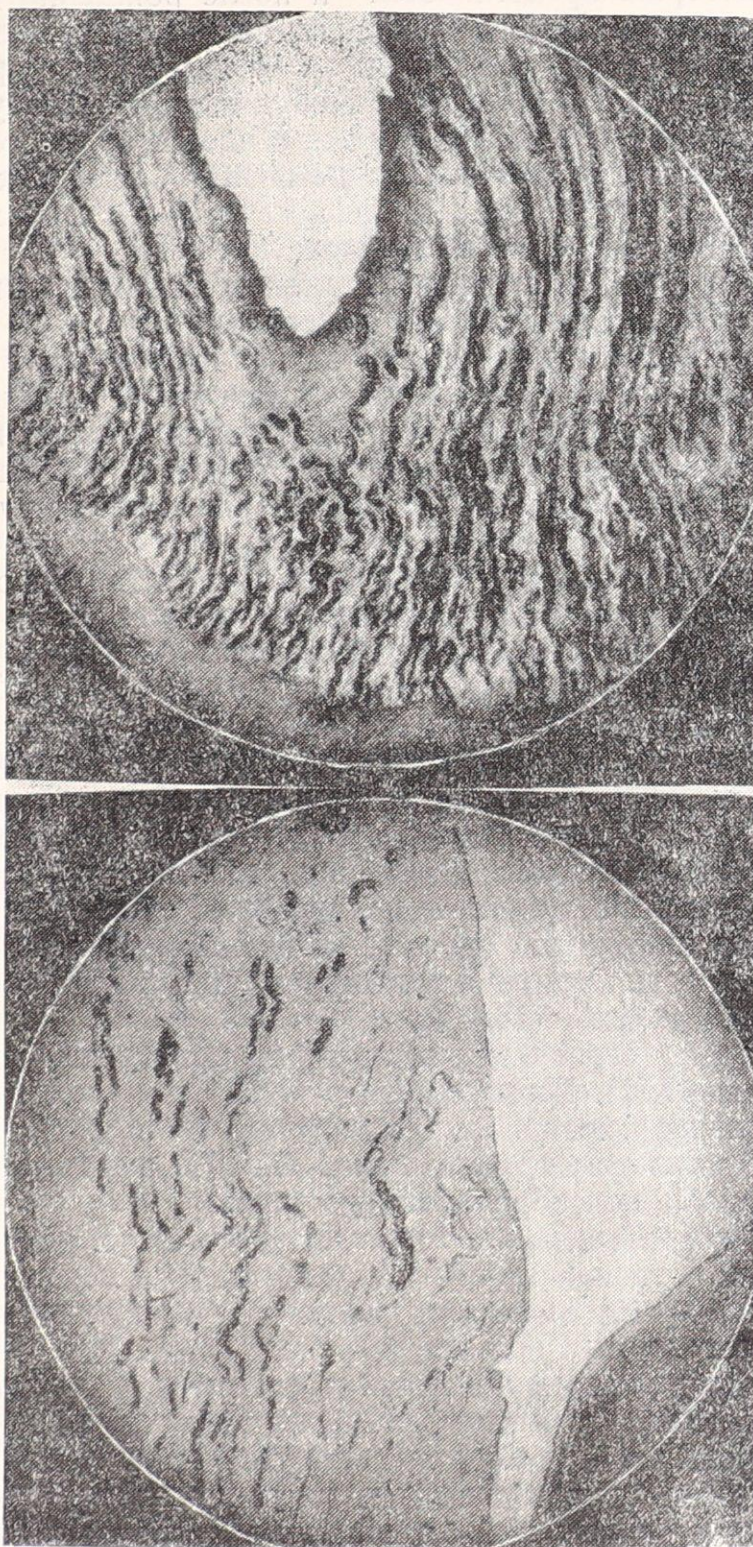


Рис. 38. Строение слизистой матки молодой нерожавшей коровы. Вверху: поперечный срез средней части рога, расположение желез. Внизу: продольный срез тела матки в области перехода в шейку (справа выступает участок шейки. В нем железы имеют продольное телу направление).
Препарат импрегнирован серебром с последующим золочением.

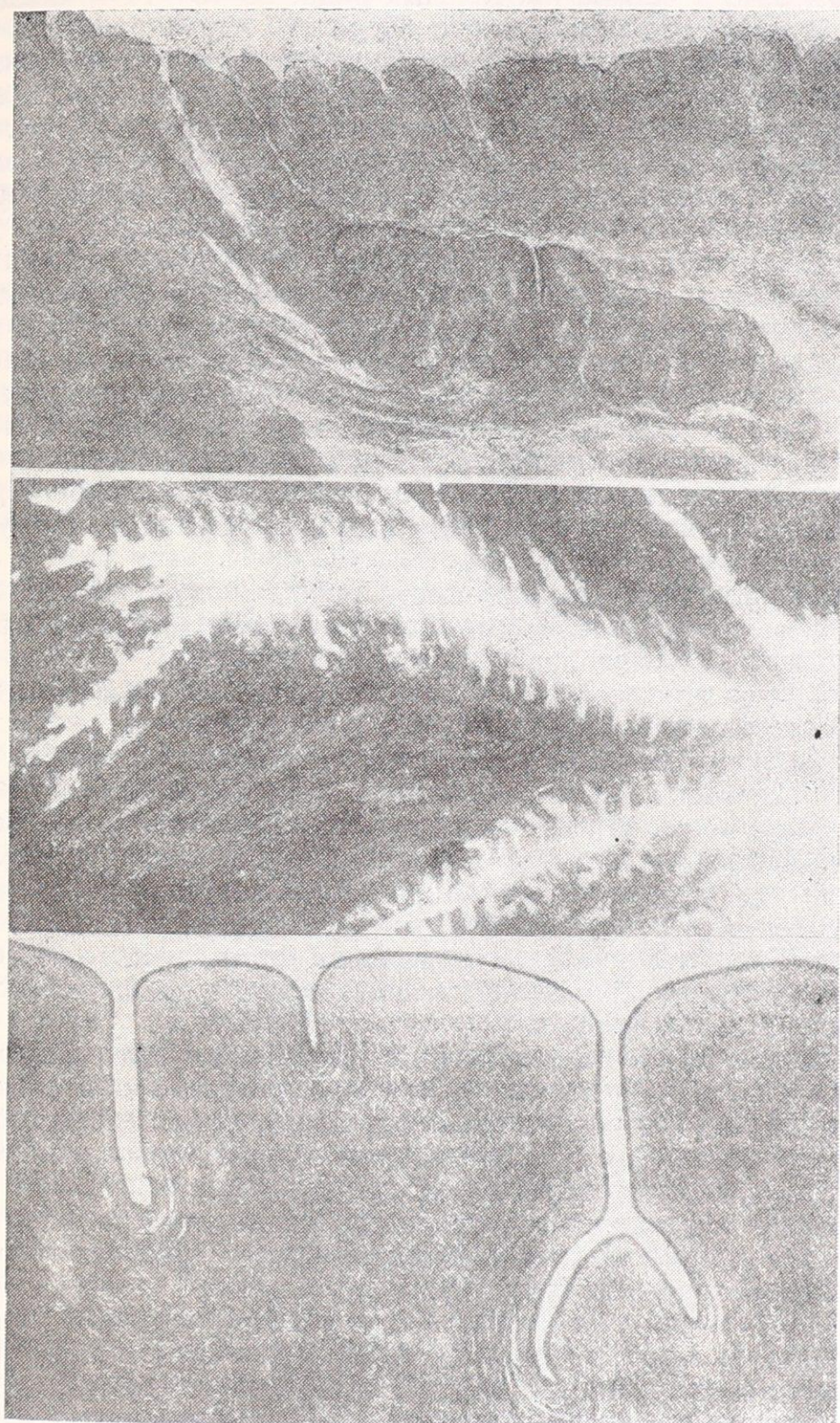


Рис. 39. Слизистая рога матки рожавшей коровы. Верхний снимок: изгибающаяся железа открывается на периферии карункула. Средний снимок: поперечный срез шейки матки. Нижний снимок: поперечный срез слизистой влагалища.

карункулы. У коров они овальной формы и расположены в каждом роге в четыре продольных ряда, по 10—14 в каждом ряду. В матке насчитывается от 80 до 120 карункулов.

Слизистая рога матки несколько толще, чем в теле. Слизистая покрыта однослойным призматическим эпителием, в котором при хорошей фиксации выявляются реснички. Характер эпителия меняется в течение полового цикла. В период пролиферации слизистой эпителий, вследствие расположения ядер в разных плоскостях, принимает вид многорядного.

В основе слизистой лежит рыхлая соединительная ткань, образующая под базальной мембраной эпителия поверхность, весьма богатую клетками и содержащую мало волокон. В области карункулов ткань этого характера толще и богаче капиллярами и сосудами. В глубоких отделах соединительнотканная основа приобретает волокнистый характер. Кроме клеточных элементов, здесь выявляются пучки коллагеновых волокон оплетающие железы и сосуды. Основные пучки волокон берут начало от соединительной ткани мышечного слоя и образуют остов всей толщи матки.

Слизистая матки с поверхности покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, имеющим реснички. По Шрееру, реснички исчезают в период инволюции матки.

Характер эпителия меняется в течение полового цикла. Клетки становятся выше в период течки.

Тело матки покрыто тоже цилиндрическим эпителием, который переходит в эпителий шейки, приобретающий местами характер многослойного и продуцирующего слизь во время течки. Однако резкого перехода в строении эпителия не наблюдается; так, в межтечковом периоде на продольных срезах слизистой через тело и шейку матки можно видеть отдельные участки, покрытые то цилиндрическим эпителием, то многослойным. Эпителий изменяется в области перехода слизистой шейки матки во влагалище.

В слизистой матки заложены железы. По строению их нужно отнести к сложным трубчатым железам, так как их базальные отделы разветвлены. Выводные отделы трубок обычно шире базальных. У телок железы тоньше и меньше изгибаются, чем у рожавших коров.

Общая картина расположения желез достаточно четко выявляется на препаратах при импрегнации серебром с последующим золочением (рис. 38).

В отношении топографии желез необходимо отметить, что основная их масса заложена в слизистой рогов. Здесь железы длинные и открываются по всей поверхности, кроме карункулов. Выводные отделы желез, расположенные под карункулами, огибают последние и открываются на их периферии. Короткие железы обнаруживаются в углах рогов, на месте перехода в яйцеводы.

Железы имеются также в теле матки вплоть до основания внутреннего отверстия шейки. Здесь железы выявляются на продольных срезах (рис. 38), причем можно проследить направление трубок от начала до выхода на поверхность. Базальные отделы этих желез располагаются у основания мышечного слоя тела матки, где меняется направление мышечных волокон. Железы, слегка изгибаясь, идут в слизистой параллельно поверхности тела матки и открываются значительно выше внутреннего отверстия шейки.

Маточные железы представляют собой трубки, образованные пластинчатой мембраной и выстланные цилиндрическим эпителием, приобретающим реснички. Железы оплетены коллагеновыми и эластическими волокнами, а также капиллярами. Здесь же обнаруживаются лимфатические щели. В течение полового цикла и при беременности железы изменяются. В начале охоты наблюдается их разрастание, которое продолжается после течки. В это время набухает вся слизистая. Инволюция желез наблюдается перед началом нового цикла.

Шейка матки анатомически четко обособлена со стороны тела матки и влагалища. Канал шейки образует продольные складки, которые прерываются уступами, направленными в сторону матки. На микроскопических препаратах видна изрезанность в связи с развитием добавочных борозд (рис. 39).

Эпителий слизистой шейки цилиндрический, местами многослойный, изменяющийся в течение цикла и в период течки продуцирующий слизь.

Соединительнотканная основа слизистой шейки весьма богата переплетающимися эластическими и коллагеновыми волокнами, не содержит специальных желез.

Мышечная оболочка матки построена весьма сложно. Различают в рогах матки основные слои: кольцевой, внутренний, более развитый, и наружный — продольный. Однако, кроме этих слоев, по В. Элленбергу, можно выделить собственно мышечный слой слизистой, который развивается при беременности и легко снимается вместе со слизистой. В круговом слое мышц можно выделить отщепленный слой, расположенный наружно от сосудов (сосудистого слоя).

Продольный мышечный слой рассматривают как продолжение слоя широкой связки, охватывающей матку.

Циркулярные и продольные слои мышц продолжают на шейку матки. В области шейки внутренний слой образует запирательную мышцу шейки.

Сосуды матки проникают через мышечные слои. Более крупные идут продольно рогу между наружным и внутренним слоем круговых мышц. Сосуды имеют хорошо развитую адвентицию, образованную за счет окружающих соединительнотканых коллагеновых и эластических волокон. Ветви этих сосудов проникают перпендикулярно поверхности матки в слизистую,

где распадаются на мелкие сосуды, капилляры которых оплетают железы и образуют капиллярные сети под эпителием и густые сети в основе карункулов.

Наружная серозная оболочка имеет оформленное слоистое строение (Б. П. Хватов и Н. Н. Кузнецов, 1937) и претерпевает изменения во время полового цикла и особенно при беременности.

Слизистая влагалища имеет хорошо выраженные продольные складки. Слизистая покрыта многослойным эпителием, поверхностные клетки которого то уплощаются, то приобретают цилиндрическую форму. Перестройка эпителия связана с функциональными изменениями (см. ниже). Эпителий влагалища переходит в кожный эпителий наружных половых органов.

Основа слизистой влагалища построена из рыхлой соединительной ткани, включающей коллагеновые и эластические волокна. Под эпителием ткань имеет характер ретикулярной, здесь обнаруживаются лимфатические фолликулы.

Микроскопические данные о распределении тонких нервных волокон и нервных окончаний в половом аппарате коров весьма ограничены.

В яйцеводах коров выявлены нервные волокна во всех слоях трубы. По данным Р. И. Бубеса (1950), в серозе яйцеводов обнаруживаются крупные пучки нервных волокон, проходящие по кабельному типу (Б. И. Лаврентьев). По мере истончения пучков остаются волокна, одетые шванновскими клетками. Здесь обнаружены единичные тельца Фатер-Пачини и конечные разветвления. В мышечном слое очень много нервных волокон, посылающих веточки к кровеносным сосудам. В слизистой обнаружены нервные волокна, заканчивающиеся на клетках эпителия.

По данным Т. Л. Студенцовой (1949), изучавшей у коров возрастные особенности маточно-вагинального сплетения, последнее подвергается возрастным изменениям, причем особый сдвиг в смысле дифференциации выявляется в период полового созревания. В матке обнаруживаются волокна, преимущественно идущие по ходу кровеносных сосудов. К периоду половой зрелости увеличивается количество волокон. В шейке матки на нижней и боковых поверхностях обнаруживается нервное сплетение с ганглиями различной величины.

Циклические изменения в половом тракте коров. В наших исследованиях было обращено внимание на состояние половых путей у животных, убитых в различные периоды полового цикла. Однако более точные данные были получены в результате коллективного труда А. А. Герасимовой, Н. Г. Потаповой, М. Я. Соловей и Б. П. Хватова (1940). Работа была проведена на 40 отобранных коровах, которые исследовались ректально с целью уточнения момента овуляции, забой животных производился в различные часы от начала охоты и после ову-

ляции. Часть животных до забоя осеменялась или покрывалась быком с проверенной спермой. У коров были гистологически исследованы различные отделы полового тракта.

В результате исследования циклические изменения в слизистой оболочке полового тракта коров могут быть представлены в следующем виде¹.

1. Предтечковый период. В этот период яичники коров содержат растущие фолликулы и развитые желтые тела.

Состояние полового тракта: эпителий слизистой матки в разных участках цилиндрический, реснитчатый. В углублениях желез его высота несколько снижается. Ядра клеток расположены базально, они имеют овальную или продолговатую форму. В соединительнотканной строме матки, главным образом под эпителием, наблюдаются лимфоциты и единичные лейкоциты.

Слизистая шейки матки сильно складчата, она ограничена цилиндрическими клетками, содержащими слизь. Лимфоцитов в слизистой шейки в предтечковом периоде мало, лейкоциты тоже наблюдаются редко.

Слизистая средней части влагалища менее складчата. Здесь многослойный плоский эпителий достигает 6—7 слоев. Местами (в предтечковый период) поверхностные клетки эпителия заметно увеличиваются в размерах и при окраске муцикармином в них обнаруживается слизь. В слизистой влагалища встречаются небольшие лимфатические узелки: лимфоциты обнаруживаются в большом количестве как под эпителием, так и между клетками в базальных слоях его. Лейкоциты единичны.

Слизистая наружной задней части влагалища по своей структуре соответствует коже. Здесь толщина эпителия значительно варьирует, местами достигая 15 и более слоев клеток. Соединительнотканная основа богата кровеносными и лимфатическими сосудами. Здесь же сосредоточены многочисленные лимфатические узелки. В связи с этим под эпителием обнаруживаются лимфоциты. Местами встречаются и лейкоциты.

Суммируя все сказанное, можно отметить, что в предтечковый период во влагалище наблюдается инфильтрация слизистой лимфоцитами. В это время лейкоциты здесь единичны. Эпителий пролиферирует. В матке лимфоцитов меньше, чем во влагалище, еще меньше их в шейке матки.

2. Период охоты. Характеризуется наличием в яичниках зрелых фолликулов. Желтые тела находятся в начальных стадиях дегенерации. В этом периоде во всем половом тракте обнаруживаются резкие изменения: клетки эпителия слизистой матки и желез становятся выше, в связи с этим просветы желез

¹ Результаты совместной работы А. А. Герасимовой, М. Я. Соловей, Б. П. Хватова.

уменьшаются. Соединительная ткань разрыхляется, и сосуды в ней расширяются, особенно сильно в конце охоты. Количество лейкоцитов заметно увеличивается.

В слизистой шейки матки клетки эпителия продуцируют слизь. В отношении лимфоцитов и лейкоцитов можно отметить, что число их в этом отделе полового тракта хотя и увеличивается, но в меньшей степени, чем в матке.

Особенно сильные изменения в период охоты происходят в средней части влагалища. Здесь эпителий принимает высокоцилиндрическую форму. В клетках происходит усиленная секреция слизи. Местами эпителий редуцируется до 1—2 слоев. В слизистой наблюдается усиленная инфильтрация лейкоцитами. Количество последних особенно сильно нарастает к разгару охоты, когда они в большом количестве наблюдаются между эпителиальными клетками. Строма влагалища гиперемирована.

В задней части влагалища также наблюдается увеличение количества лейкоцитов, причем в середине и в конце охоты лейкоциты располагаются главным образом в поверхностных слоях эпителия.

В итоге можно отметить, что у коров в период охоты ярко выявляется секреторная деятельность эпителия шейки матки. Изменяется эпителий средней части влагалища и продуцирует слизь. Во всем половом тракте наблюдается сдвиг в сторону увеличения лейкоцитов. Этот сдвиг более ярко выражен во влагалище. В матке и особенно в шейке матки лейкоцитов значительно меньше.

3. Состояние полового тракта коров после овуляции. В связи с предшествующим ректальным исследованием момент овуляции коров был определен довольно точно. Животные забивались через 6, 12, 24, 36, 48, 60, 72 и 96 часов после овуляции. Некоторые из них были покрыты быком, другие искусственно осеменены.

Прежде всего следует отметить, что половой тракт коров, убитых в первые сутки после овуляции, по своему состоянию почти не отличается от вышеописанной картины, соответствующей концу охоты.

Однако половой акт, как механический фактор, вызывает изменения во влагалище. Известно, что сильный толчок во время покрытия часто травмирует слизистую, вызывая кровоизлияния как во влагалище, так и в шейке матки. Это в известной мере должно отразиться на дальнейших процессах восстановления слизистой. В начале покрытия сильно увеличивается лейкоцитоз слизистой полового тракта. Дальнейшие изменения, которые наблюдаются во всем половом тракте, наступают последовательно без резких скачков. Число блуждающих элементов во всем половом тракте постепенно уменьшается.

В области шейки матки в первые дни после овуляции эпите-

лий не претерпевает заметных изменений. В средней же части влагалища высокие цилиндрические клетки постепенно исчезают и заменяются многослойным плоским эпителием.

У коров, забитых через 48—60 часов после овуляции, в средней части влагалища еще можно наблюдать клетки, секретирующие слизь в стадии разрушения. Повидимому, эти клетки, завершив свою функциональную роль, погибают.

Подводя общий итог исследованию, мы видим, что половой тракт коровы претерпевает характерные и последовательные изменения во время полового цикла.

В практическом отношении особый интерес представляют данные о состоянии половой системы в отрезок времени, охватывающий предтечковое состояние, охоту и первое время после овуляции. Наши морфологические изыскания показывают, что во всем половом тракте коровы во время охоты изменения в слизистой постепенно нарастают. В первый день охоты наблюдается пролиферация желез в матке, увеличивается секреция эпителия шейки, перестраивается эпителий средней части влагалища. Одновременно наблюдается лейкоцитоз слизистой, причем сначала появляются лимфоциты, а затем лейкоциты.

Больше всего лейкоцитов наблюдается во время разгара охоты. После овуляции количество этих элементов уменьшается. В первое время после овуляции слизистая полового тракта сохраняет фазу пролиферации и в области шейки матки и средней части влагалища секретирует эпителий. Другими словами, когда затихает внешнее проявление «охоты», у коровы в половом тракте еще остаются условия, благоприятные для переживаемости сперматозоидов. Яйцо в это время вступает в трубу и способно к оплодотворению.

Эти данные мы можем сопоставить с параллельными наблюдениями, проведенными одновременно с нашими. Н. П. Шергин, Т. Н. Несмеянова, изучая физико-химическое состояние полового тракта коров, нашли, что в течении полового цикла изменяется рН слизистой. Эти изменения более сильно выражены в области влагалища и шейки матки; здесь ко времени течки наблюдается сдвиг в кислую сторону. В области рога матки, наоборот, рН сдвигается в щелочную сторону.

Эти данные показывают, что изменения рН находятся в прямой зависимости от деятельности слизистой эпителия влагалища и шейки матки, где в период усиленной секреции наблюдается сдвиг рН в кислую сторону.

Другие наблюдения, проведенные В. М. Козловой по вопросу переживаемости сперматозоидов, показали, что в период охоты в различных участках полового тракта сперматозоиды сохраняют подвижность различное время, дольше всего в области шейки матки (40—62 часа), затем в средней части матки

(20—30 часов). Быстрее всего сперматозоиды гибнут во влагалище — через 4—6 часов, т. е. там, где происходит наибольшая инфильтрация слизистой лейкоцитами.

Приведенные морфологические данные уточняют наши знания о последовательных изменениях в половой системе коров.

Общий анализ материалов показывает, что овуляция у коров совершается в последние часы «охоты» или вскоре после ее конца.

После овуляции яйца поступают в яйцеводы. С целью разрешения вопроса о возможности миграции яиц у коров В. К. Кедров и Б. П. Хватов провели специальное исследование. На бойне было изучено состояние полового аппарата у 627 стельных коров. Исследовались яичники и рога матки, содержащие плоды. У 623 коров (99,36%) имело место совпадение овуляции (наличие желтого тела в яичниках) и имплантации (наличие плода) в соответствующем роге матки. Только у четырех коров обнаружено несовпадение: желтое тело в левом яичнике, а плод в правом роге.

Эти данные говорят о том, что внутриматочная миграция плодных яиц у коров встречается весьма редко. Приведенные наблюдения не исключают возможности блуждания яйца внутри брюшной полости, но в этих случаях яйца обычно не попадают в яйцевод и рога.

Закономерности движения яиц в яйцеводах были изучены у специально отобранных коров, находящихся в состоянии охоты. Через короткие промежутки времени у этих коров определялось состояние яичников и отмечалось время овуляции. Одновременно коровы осеменялись или покрывались быком. Коровы были убиты в различные часы от момента овуляции. Их яйцеводы были свернуты в улитку и подвергнуты микроскопическому исследованию¹.

Результаты, демонстрирующие закономерность перемещения яиц в трубах, опубликованы в 1940 г. и включают данные о перемещении в трубах яиц от 6 до 96 часов после овуляции. В первые часы после овуляции яйцеклетка быстро проходит воронку и более $\frac{1}{3}$ пути по яйцеводу. Это указывает, что перемещение яиц совершается вследствие перистальтических сокращений труб. Дальнейшее перемещение яиц совершается медленно: примерно около 0,1 см в час. Оплодотворенные и неоплодотворенные яйца перемещаются в трубах с одинаковой скоростью. Оплодотворение происходит в овариальном отделе трубы. Яйца коровы находятся в яйцеводах примерно 96 часов, затем поступают в рога матки.

Общая динамика перемещения яиц в трубы коровы представлена на схеме (рис. 40).

¹ См. А. А. Герасимова, Н. Г. Потапова, М. Я. Соловей, Б. П. Хватов, 1940.

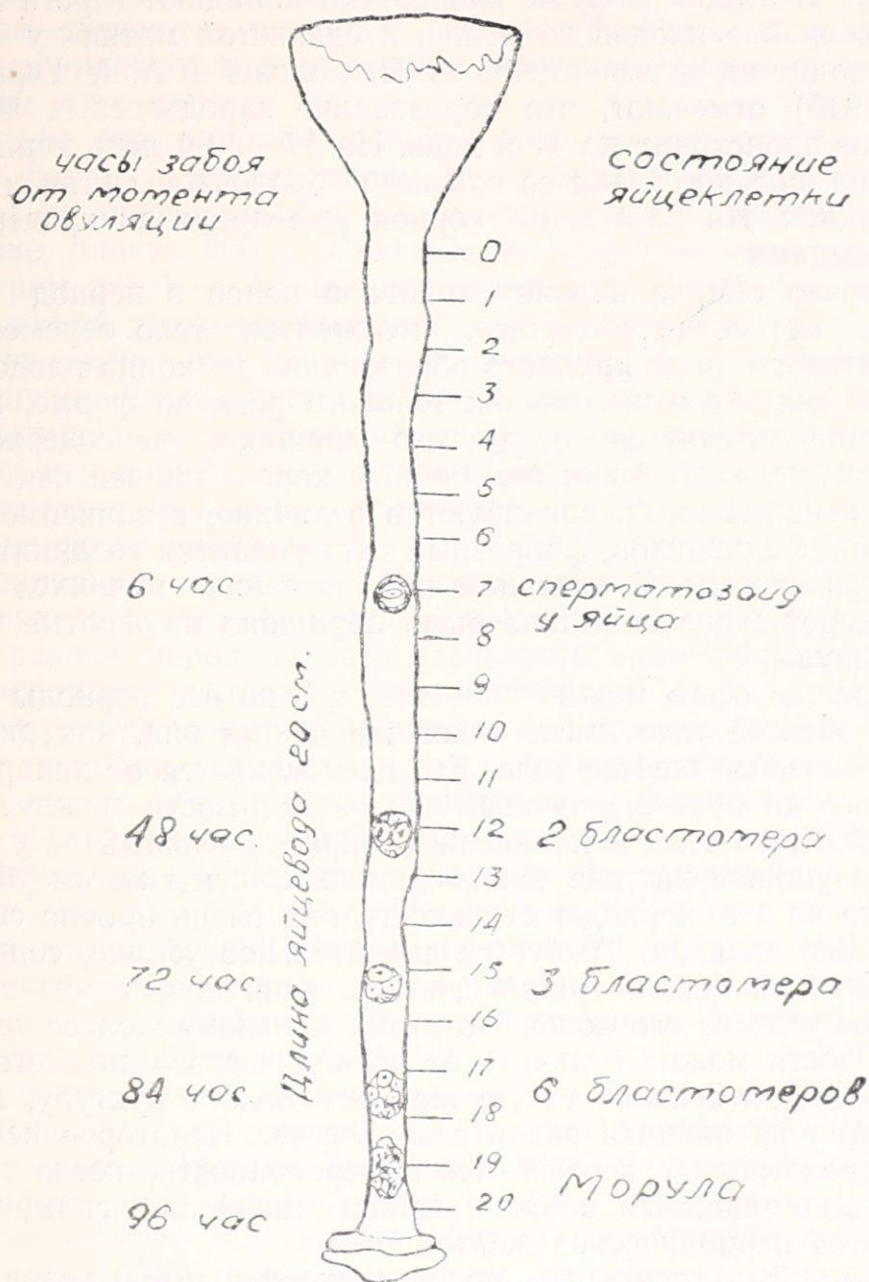


Рис. 40. Продвижение яйца в яйцеводе коровы.

ИЗМЕНЕНИЯ В ЯИЧНИКАХ КОРОВ ПРИ БЕРЕМЕННОСТИ

Период беременности у коров продолжается в среднем 10 месяцев, оплодотворение совершается в абдоминальном отделе трубы. Согласно нашим исследованиям (1940), зиготы обнаруживаются в яйцеводах коров в течение 96 часов после овуляции. Через 48 часов после овуляции дробящиеся яйцеклетки находятся в стадии двух бластомер, через 72 часа — в стадии трех бластомер, через 84 часа — в стадии шести бла-

стомер. В стадии морулы яйцеклетки попадают в рога матки. Прикрепление плодового мешка к слизистой матки у коров происходит на седьмой день. М. Я. Соловей и А. А. Герасимова (1945) отмечают, что образование зародышевых листков у коров происходит на 17-й день. На 17—20-й день хорион зародыша еще не связан со слизистой оболочкой матки и легко отделяется. На 25-й день хорион уже пронизан кровеносными сосудами.

Изучая общую картину яичников коров в период стельности, мы могли убедиться, что желтое тело беременности существует в виде крупного образования до конца плодоношения. В связи с этим яичник тельного рога по форме, весу и величине отличается от другого яичника, не содержащего желтого тела. Яичники беременных коров, так же как и яичники небеременных, варьируют в величине, в зависимости от наличия фолликулов, фиброзных тел и развития соединительнотканной стромы. В основном при изучении яичников стельных коров наше внимание было обращено на желтые тела и фолликулы.

Прежде всего можно отметить, что во все периоды стельности желтое тело имеет такой же общий вид, как развитое периодическое желтое тело. Его цвет меняется от канареечно-желтого до бурого, но какой-либо зависимости между возрастом желтого тела и изменением окраски уловить не удастся.

Вылуцивая желтые тела беременности, мы могли убедиться, что во все периоды стельности они очень прочно связаны с тканью яичника. Требуется значительное усилие, сопровождающееся большой травматизацией яичников, чтобы выжать желтое тело из его ложа. По этому признаку желтое тело беременности можно отличить от периодического желтого тела. Последнее, имеющее такую же клеточную структуру, выдавливается из яичника значительно легче. Некоторое исключение представляет первый месяц беременности, когда желтое тело выдавливается с приложением такой же силы, как и развитое периодическое желтое тело.

Нами была осмотрена половая система у 400 коров, и ни в одном случае во время беременности не были обнаружены разорвавшиеся фолликулы или желтые тела более раннего возраста, чем желтые тела беременности. Эти данные показывают, что во время беременности у коров овуляция не происходит. Однако в яичниках стельных коров во все периоды стельности имеются фолликулы, размер которых значительно варьирует, но эти фолликулы редко превышают в диаметре 1,0 см.

Изучая динамику роста фолликулов в яичниках стельных коров, мы могли отметить, что обычно более крупные фолликулы встречаются в одном яичнике — чаще в том, который не содержит желтого тела. Появление в яичниках более круп-

ных фолликулов и их исчезновение трудно связать с каким-либо определенным периодом стельности. Крупные фолликулы обнаруживаются в яичниках некоторых коров в разные периоды стельности.

Изучая при помощи нашего прибора сопротивляемость стенки фолликулов давлению, мы могли отметить, что пузырьки, не превышающие в диаметре 1,0 см, выдерживают давление, равное 800 г, и несколько большее. Фолликулы с диаметром в 1,0 — 1,2 см разрываются от давления в 700 г и только как редкое исключение — от давления в 200 г.

Сопоставляя эти данные с данными, полученными при аналогичном исследовании яичников яловых коров, мы видим, что фолликулы в яичниках стельных коров развиваются так же, как и у яловых, но у первых они не достигают предельных размеров зрелых пузырьков и не вступают в «предовуляционную фазу» развития.

Специальное микроскопическое исследование яичников было произведено у 45 коров в возрасте от 6 до 10 лет, помесей разных пород. Период стельности определялся по размеру зародыша и степени его развития.

В результате микроскопического анализа мы прежде всего можем отметить, что фолликулы в яичниках беременных коров по своему строению не отличаются от фолликулов в яичниках небеременных коров в межтечковом периоде. Атрезия фолликулов при беременности более резко выражена, но процесс гибели фолликулов протекает так же, как и у небеременных коров. Количественно атрезия фолликулов протекает более или менее равномерно в течение всей беременности. На нашем материале не удалось установить более ярко выраженных периодов атрезии.

Во время исследования желтых тел беременности возник вопрос: нельзя ли, основываясь на структурных изменениях, протекающих в желтом теле, выделить во время его существования определенные стадии, как это было сделано в отношении желтых тел свиньи? Изучая микроскопические препараты, мы пришли к заключению, что сделать это можно, но более целесообразным оказалось принять за основу количественные колебания липоидов в клетках желтого тела в течение беременности. В соответствии с этим ниже изложены наши наблюдения.

Первый период развития желтого тела беременности (эмбрионы длиной до 3 см). Повидимому, процесс образования желтого тела беременности протекает так же, как и периодического желтого тела. Однако у коровы, так же как и у свиньи, после имплантации дальнейшее развитие желтого тела продолжается, но процесс протекает несколько замедленным темпом. На наших препаратах у всех коров, в матке которых были обнаружены зародыши до 9 см длины, в зоне

роста желтого тела можно было видеть значительное количество вытянутых лютеиновых клеток, располагающихся между пролиферирующими тяжами соединительной ткани. В этом периоде развития желтого тела всюду более отчетливо выступали соединительнотканые элементы. Более крупные лютеиновые клетки располагались главным образом в периферической и отчасти средней зоне каймы. Все образование содержало значительное количество жира. Окраска шарлаховым обнаруживала липоиды как в лютеиновых, так и в текальных клетках в виде мелких гранул.

Второй период существования развитого желтого тела (эмбрион от 4 до 20—22 см длины) характеризуется весьма умеренным содержанием липоидов в лютеиновых клетках. В середине этого периода в некоторых лютеиновых клетках липоиды совсем исчезают, в некоторых сохраняются в виде мелких гранул. Однако в этом периоде среди общей массы попадают немногие лютеиновые клетки, в протоплазме которых обнаруживаются более крупные капли жира (рис. 41).

В соединительнотканых клетках липоиды содержатся в виде мельчайших гранул.

Третий период существования желтого тела (эмбрионы от 20—22 до 40 см) характеризуется накоплением липоидов в лютеиновых клетках и исчезновением их из соединительнотканых клеток. На препаратах желтого тела этого периода выступают лютеиновые клетки округлой или овальной формы с шаровидными крупными ядрами, в протоплазме которых содержатся липоиды в виде мелких гранул. Однако, так же как и в предыдущей стадии, среди общей массы попадают отдельные клетки, содержащие крупные капли жира.

Общее количество таких клеток в желтом теле несколько варьирует у разных коров. В желтых телах указанного периода можно еще обнаружить крупные, различной формы клетки, протоплазма которых интенсивно окрашивается эозином. Нередко эти клетки содержат сморщенные ядра и крупные капли жира. Количество таких клеток увеличивается с возрастом желтого тела. Изучая различные переходные стадии этих клеток, легко убедиться, что они являются гибнущими лютеиновыми клетками. Рисунок 42 изображает клетки с эозинофильно окрашивающейся протоплазмой в желтом теле коровы № 17 (эмбрион 23 см длины). Эти гибнущие клетки встречаются в тяжах соединительной ткани. Процесс гибели протекает следующим образом: в протоплазме клеток сначала появляются крупные капли жира, но ядро еще хорошо сохраняется (рис. 42, а, б). Затем разрастающаяся соединительная ткань сдавливает лютеиновую клетку, вследствие чего изменяется форма клетки (рис. 42, б, в). Ядро погибает, а клетка теряет жир и сморщивается (рис. 42, г).

Эти рисунки демонстрируют гибель отдельных лютеиновых

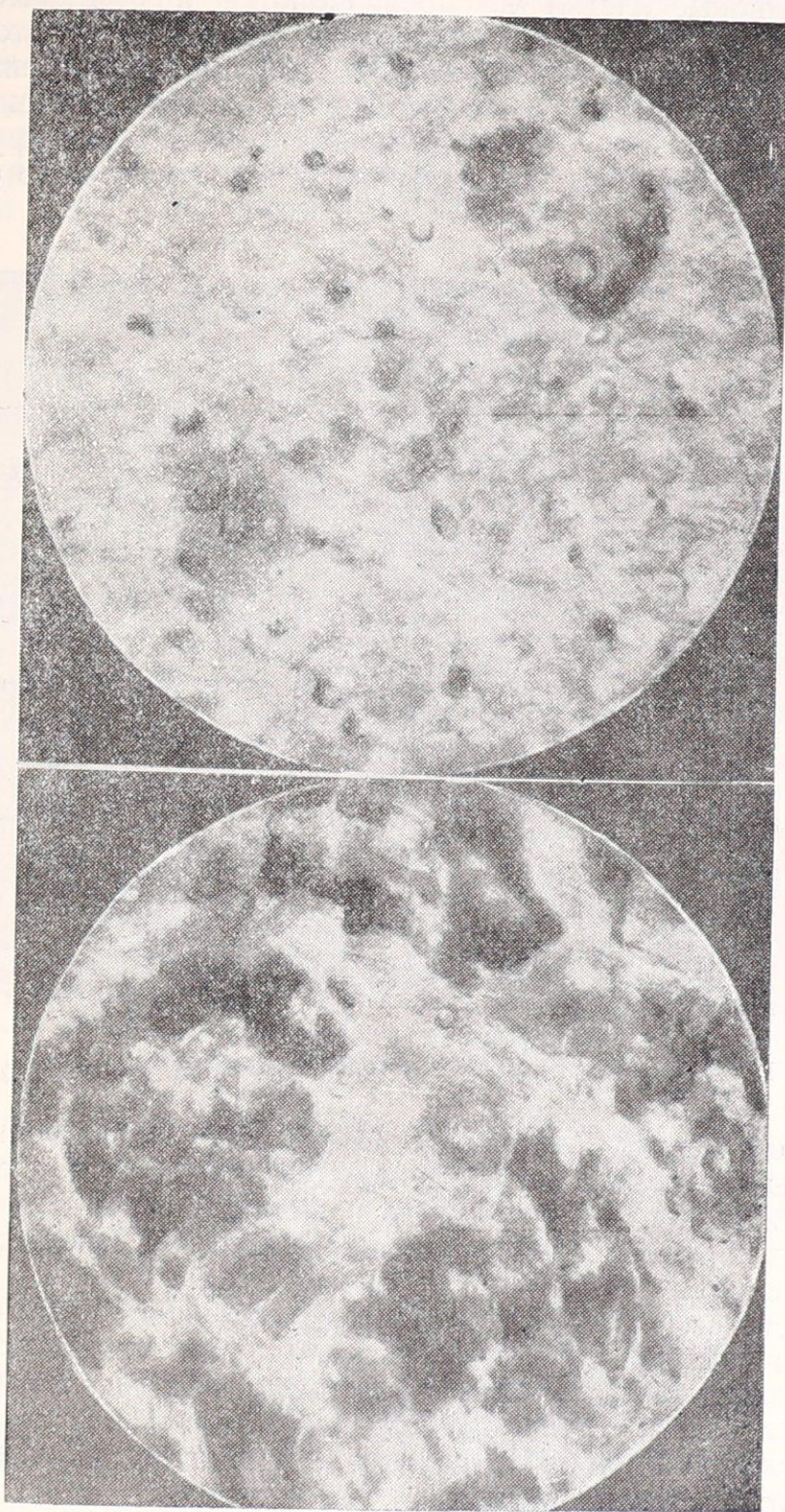


Рис. 41. Желтое тело беременности коров (окраска шарлахрот).
Вверху: ранняя стадия беременности (эмбрион 4 см длины).
Внизу: конец беременности.

клеток в желтом теле и одновременно свидетельствуют о том, что лютеиновые клетки не превращаются в соединительнотканые клетки, как это указывалось некоторыми авторами.

Четвертый период (эмбрионы 40—60 см) характеризуется наличием значительного количества липоидов в лютеиновых клетках, причем в протоплазме клеток имеются как крупные, так и мелкие гранулы, но ядра клеток бывают хорошо сохранены.

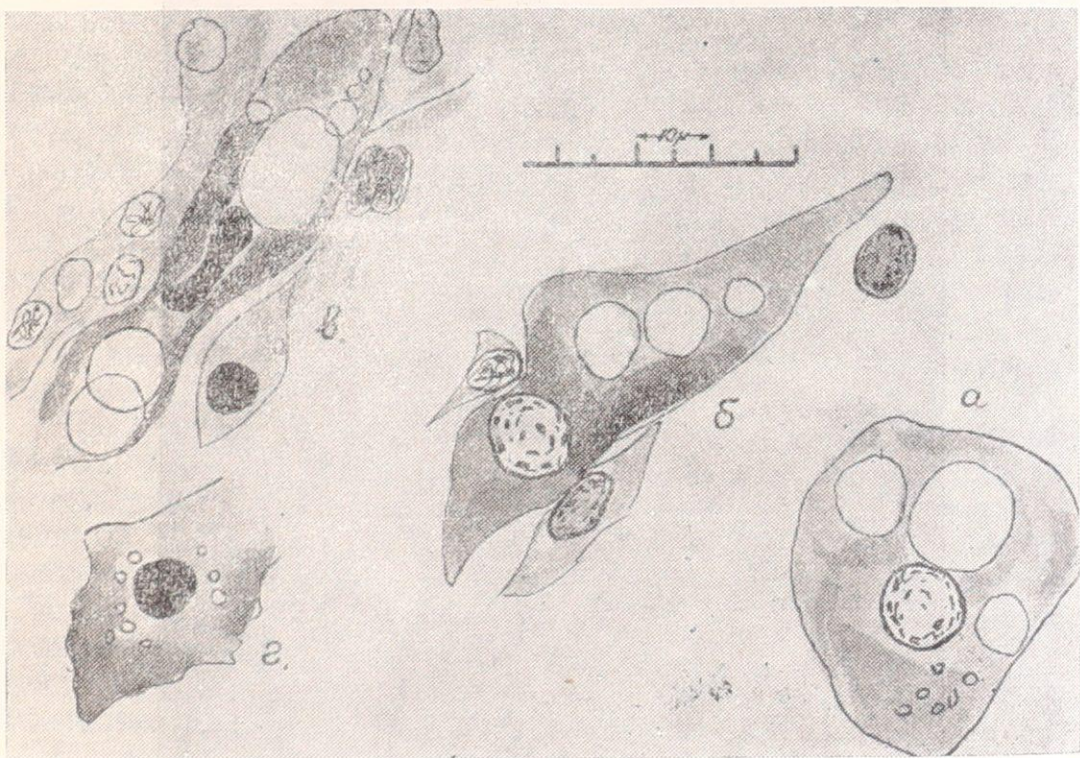


Рис. 42. Различные стадии гибели лютеиновых клеток.

Пятый период (эмбрионы 60—80 см). Обнаруживаются липоиды не только в лютеиновых клетках, но и в соединительнотканых, вследствие чего в желтом теле увеличивается общее количество жира. Основная масса лютеиновых клеток имеет нормальные ядра.

Шестой период (эмбрионы 80 см и больше). Начинается процесс обратного развития желтого тела. Большинство лютеиновых клеток содержит в протоплазме крупные капли жира. Ядра клеток пикнотически изменены. Многие клетки сморщены и сдавлены окружающей их соединительной тканью. В соединительнотканых клетках много жира.

Процесс обратного развития желтого тела прогрессирует, и хотя перед родами желтое тело остается еще в виде крупного образования, основная масса его лютеиновой ткани погибает.

Итак, в течение беременности в желтом теле происходит ряд последовательных изменений. В различные периоды беременности желтое тело содержит разное количество липоидов, которые обнаруживаются то в лютеиновых клетках, то в соединительнотканых. Учитывая общее количество липоидов¹, окрашивающихся шарлахротом, так же, как это было сделано нами при исследовании желтого тела свиньи, мы получили кривую (рис. 43), которая достаточно наглядно демонстри-

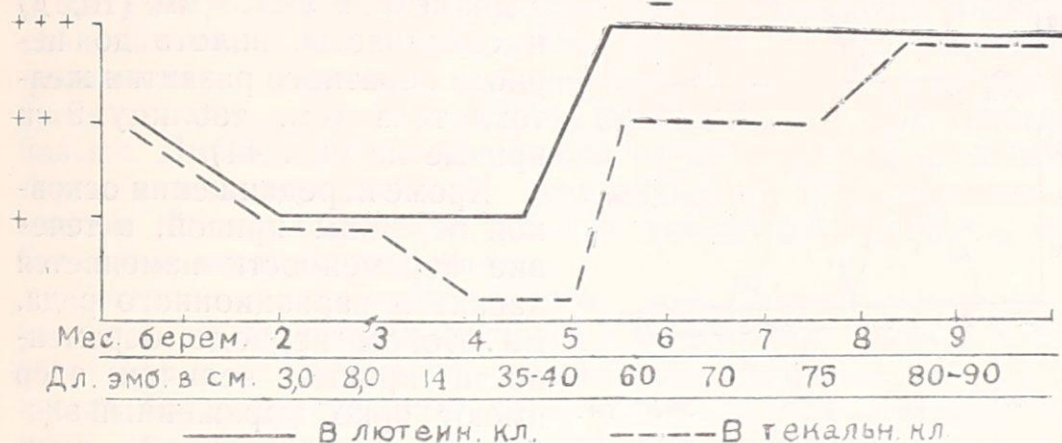


Рис. 43. Кривые колебания липоидов в желтом теле коров.

рует колебания в содержании липоидов в лютеиновых и текальных клетках.

Количественные колебания липоидов в желтом теле и перестройка его отражаются на изменчивости величин ядер лютеиновых клеток. Так, в результате измерения ядер нами получены

Таблица 9

Размер ядер лютеиновых клеток желтого тела беременности

№ коров	Длина зародыша в см	Максимум соответствует ядрам (в мм) ²
2	4	18
3	6	18,5
6	13	18,5
7	16	20
16	23	21,5
28	41	21,5
38	60	21,5

¹ Учет по трехбалльной системе: мелкие гранулы, окрашивающиеся шарлахротом, имеются в небольшом количестве в протоплазме клеток (+); липоиды выполняют половину протоплазмы клетки (++); жир выполняет большую часть клетки (+++).

² 1 мм соответствует 0,48 микрона.

кривые, представленные на рисунке 44. Кривые много-
вершинны. Однако основная вершина кривой, соответствующая наиболее часто встречающимся ядрам, в течение 1-го и 2-го периодов беременности передвигается вправо. Ядра увеличиваются в объеме. На 4-м месяце беременности „максимум“ приходится на ядра с диаметром в 21,5 мм (10,3 μ) и сохраняется вплоть до периода обратного развития желтого тела (см. таблицу 9 и кривые на рис. 44).

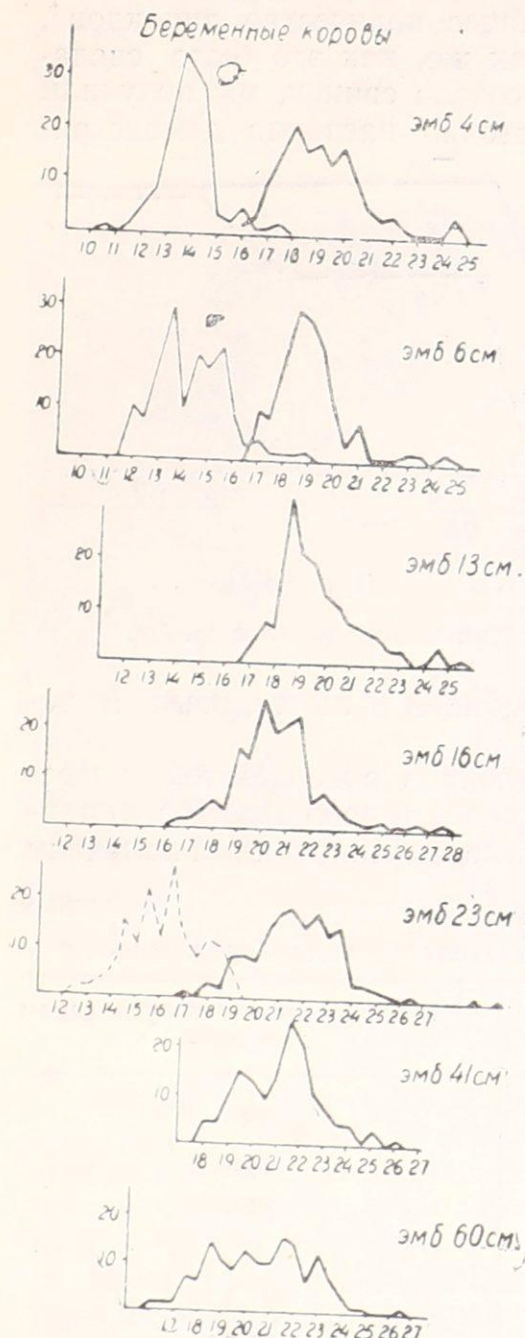


Рис. 44. Вариационные кривые величин ядер фолликулярного эпителия (тонкая черта); лютеиновых клеток (толстая черта); текальных клеток (пунктир).

Исследуя яичники свиный, мы могли отметить, что кривая содержания липоидов в желтом теле вполне соответ-

Кроме передвижения основной вершины кривой, в течение беременности изменяется характер вариационного ряда. Во втором периоде беременности кривые величин ядер имеют ярко выраженный эксцесс, соответствующий „максимуму“.

В 1-м, 3-м и 4-м периодах беременности кривые величин ядер растянуты и имеют ряд дополнительных подъемов. В указанные периоды беременности в лютеиновых клетках обнаруживаются липоиды, количество которых нарастает.

Однако проследить изменчивость величин ядер лютеиновых клеток удастся только до 7-го месяца беременности. После этого срока на препаратах наблюдается уже значительное количество измененных лютеиновых клеток, что мешает составлению вариационного ряда.

Приведенный материал указывает, что каждый из вышеописанных периодов беременности характеризуется определенным типом кривой величины ядер.

ствуется кривой выхода фолликулярного гормона с мочой. Аналогичное явление наблюдается и у коров.

Согласно исследованиям ряда авторов (Чайковский и Бондаренко и др.), в первые периоды стельности с мочой выделяется очень незначительное количество фолликулина. Вследствие этого его обнаружение возможно при помощи экстрагирования. Более полные данные в отношении выхода у коров фолликулина с мочой приведены в работе Е. Завадовской и С. Штаммер (1935). В первые три месяца стельности в литре мочи находят 3 МЕ фолликулина. На 4-м месяце количество фолликулина несколько возрастает (10 МЕ) и значительно увеличивается на 5—6-м месяце, доходя до 800 МЕ, иногда больше. Другими словами, у коров не наблюдается в течение беременности «провального» периода, как это отмечено у свиньи. Кривая нарастает, образуя более резкий подъем на 5-м и 6-м месяцах стельности.

Согласно нашим исследованиям, этот период совпадает с увеличением количества липоидов в лютеиновых клетках желтого тела и одновременно соответствует стадии, когда начинается более интенсивный рост эмбрионов. На данном примере мы убеждаемся, что накопление липоидов в желтом теле является показателем изменения обмена веществ.

Одновременно можно отметить, что указанное явление требует дополнительных исследований, имеющих прямое отношение к составлению кормовых рационов беременных животных.

О СТРОЕНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ ПОЛОВОГО АППАРАТА ОВЕЦ

Овца относится к животным, у которых достаточно ярко проявляется сезонность функционирования половой системы. В. К. Милованов (1934) отмечает, что у овец половой сезон наиболее выражен осенью (сентябрь—декабрь).

А. И. Лопырин (1953) в своей монографии, на основании большого опыта, отмечает, что сезонность в проявлении полового инстинкта свойственна подавляющему большинству пород овец и носит приспособительный характер.

Дикие виды моноэстричны. У культурных же пород количество циклов в году в значительной мере варьирует в зависимости от породы и условий содержания животного.

Средняя продолжительность полового цикла у овец, согласно данным большинства исследователей, равняется 16—17, чаще 14—19 дней. Состояние «охоты» длится у большинства овец 1—2 суток. Половой цикл овец изучался рядом авторов у разных пород (В. В. Половцева и М. Ф. Фоменко, 1933, 1936; М. Кардымович, 1935; А. И. Лопырин, 1938; А. Алиханов, 1950 и др.). Исследования производились с овцами, на-

ходящимися в разных условиях, поэтому данные о продолжительности охоты и времени овуляции различны.

Овуляция у большинства овец совершается в конце течки. Это положение в значительной мере подкрепляется данными, указывающими, что наибольшая эффективность в смысле оплодотворения достигается в случаях, когда покрытие или искусственное осеменение овец произведено в первые 30 часов от начала охоты (М. Кардымович, Ф. В. Ожин, 1948).

Большое практическое значение имеет разрешение вопроса о том, как совершается овуляция у овец: разрываются ли созревшие в яичнике фолликулы одновременно, или этот процесс длится определенное время. В своей статье В. К. Милованов (1936) поставил этот вопрос достаточно остро, так как от его разрешения зависит применение соответствующих зоотехнических мероприятий.

М. М. Завадовский высказывает предположение, что более длительный период охоты у некоторых овец связан с тем, что овуляция созревших фолликулов происходит не одновременно. Вместе с тем автор отмечает, что длительная охота (до 3-х дней) у мериносовой овцы свидетельствует, как правило, о возможности получения от такой овцы двойни.

К сожалению, автор не приводит микроскопического анализа состояния желтых тел у подопытных овец. Нам кажется, что изучение степени развития желтых тел в данном случае помогло бы установить факт — одновременно или нет произошел разрыв фолликулов у упомянутых овец.

А. И. Лопырин (1938), на основании исследования 52 прооперированных овец, считает, что в среднем овуляция происходит через 30—32 часа от начала охоты. При наличии двух фолликулов интервал между овуляциями не более 1—4 часов.

Последовательные изменения, происходящие в половой системе овец во время эстрального цикла и беременности, описаны в работах А. И. Лопырина (1953), А. Алиханова (1950), Д. Квинлен и Г. Марэ (1931). Последние авторы в своей работе приводят рисунки, изображающие в красках яичники овец в различные периоды цикла и беременности, но эти данные относятся к африканским овцам и в значительной мере страдают из-за отсутствия гистологических исследований.

Данные о микроскопическом состоянии яичников у овец приводит Ф. Маршалл (1901). Нужно иметь в виду, что упомянутая работа опубликована в период, когда дискуссия по вопросу о генезе желтого тела приняла весьма острую форму, и автор, применяя точные методы исследования выступил как сторонник теории эпителиального происхождения желтого тела.

По данным Ф. Маршалла, у овец через 7 часов после кой-

туса лопнувший фолликул представляется в 2 раза уменьшенным по сравнению со зрелым пузырьком. Кровоизлияние обычно выражено не только на месте разрыва, но и по всей окружности фолликулярной стенки. Через 24 часа после покрытия эпителиальные клетки гранулезы фолликула представляются уже гипертрофированными в 2—3 раза, причем нередко встречаются митозы. Соединительнотканнные оболочки в виде тяжей начинают вращать в образование.

Через 50 часов после коитуса лютеиновые клетки увеличиваются в 4—5 раз, а текальные клетки исчезают. Между лютеиновыми клетками разрастается соединительная ткань. Через 60 часов после коитуса в развивающемся желтом теле исчезают митозы, а лютеиновые клетки в 6 раз превышают по величине исходные формы. В это время в клетках появляются капельки жира.

А. Алиханов (1950) в своей диссертации дает описание яичников овец, обращая внимание главным образом на рост фолликулов. Следует отметить, что необходимы еще специальные исследования, ставящие своей задачей уточнить периодичность циклических изменений у различных пород овец в зависимости от условий содержания и климата.

Работа передовиков животноводства показала, что при соответствующем содержании и правильном проведении случки у ряда пород овец можно уплотнить охоты и получить два приплода в году.

Развитие яичников овцы. Нами был использован материал бойни — около 25 эмбрионов овец различных размеров.

Изучая материал, мы пришли к заключению, что развивающиеся яичники овец проходят те же стадии, что и яичники коров; однако везикулярные фолликулы в яичниках овец появляются в более позднем периоде утробной жизни. Пузырьки с хорошо выраженной полостью на поверхности яичника были обнаружены только у эмбрионов 40 см длины, т. е. во второй половине последнего месяца плодоношения.

В этот период жизни у эмбрионов несколько возрастает вес яичников, однако последние не содержат фолликулярного гормона, и имплантация органа инфантильным мышам не вызывает у последних течки.

Одновременно с появлением везикулярных фолликулов в яичниках образуются интерстициальные клетки, которые остаются в пределах атретического фолликула.

Нервные волокна проникают в яичник эмбрионов со стороны ворот вместе с кровеносными сосудами и распространяются в мозговом веществе. В корковом веществе нервы обнаруживаются довольно поздно, в последнем месяце беременности, т. е. тогда, когда в яичниках начинается развитие везикулярных фолликулов.

Изучение особенностей строения яичников взрослых овец

нами проведено главным образом у простых короткохвостых (северных) овец.

Предварительное исследование производилось на массовом материале бойни осенью, весной и зимой.

По данным литературы (Белорусская опытная станция), исследованная нами порода овец является полиэстричной, но все же период активной половой деятельности ее ограничен. С января по июнь у овец отмечается слабое проявление охоты.

Рассматривая половую систему овец, забитых в различное время года, мы встречали много случаев, когда яичники животных содержали крупные фолликулы и образующиеся (свежие) желтые тела, и, наоборот, в чрезвычайно редких случаях яичники были атрофированы. Эти данные говорят о том, что течка у короткохвостых овец может происходить в течение всего года.

В. В. Половцева (1937) приводит данные относительно курдючных, мериносовых, каракульских и волошских овец и тоже указывает, что в летнее время можно наблюдать в их яичниках зрелые фолликулы и свежие желтые тела. В. К. Милованов (1951), справедливо критикуя положения о наличии у овец «мертвого сезона», отсутствие охоты объясняет неблагоприятным содержанием животных.

Далее, изучая состояние половой системы овец, прежде всего можно было отметить, что у них, так же как и у коров, овуляция чаще происходит попеременно то в одном, то в другом яичнике.

У животных, забитых в период охоты, крупные фолликулы с диаметром до 0,8 см обнаруживались обычно в одном яичнике, другой же яичник содержал одно или два желтых тела 0,7—0,9 см в диаметре.

По своему микроскопическому строению как фолликулы, так и желтые тела овец имеют большое сходство с аналогичными образованиями коров. Обратное развитие желтых тел начинается в периоде течки, когда фолликулы находятся в «предовуляционной фазе».

Овулировавшие фолликулы на микроскопических препаратах у овец имеют такое же строение, как и у коров. Рассматривая препараты ранних стадий развития желтого тела, мы могли проследить за изменениями, происходящими в текальных клетках. Эти клетки, несомненно, остаются в желтом теле и располагаются вблизи тяжелой соединительной ткани и кровеносных сосудов, но они у овец, так же как и у коров, значительно увеличиваются в размерах и выделяются лишь в периоде, когда желтое тело вступает в начальные стадии обратного развития и лютеиновые клетки погибают. Текальные клетки в это время содержат в большом количестве жир.

Атрезия фолликулов в яичниках овец протекает так же, как у коров. В строении органа отсутствуют типичные интерстици-

альные клетки. Эти клетки остаются в пределах атретических фолликулов и окружены волокнами фиброзной оболочки.

Эти же данные в отношении строения яичника получены нами при исследовании половой системы каракульских овец (Крым). Следует отметить, что у 4 овец, убитых в первых числах мая, в яичниках были обнаружены только небольшие фолликулы, желтые тела отсутствовали. Эти овцы были средней упитанности, 4—5 лет, принесли приплод в октябре и после этого до мая не приходили в охоту. Некоторые же овцы, находившиеся в лучших условиях, проявляли признаки охоты.

Строение полового тракта овец. У овец яйцеводы в абдоминальном отделе имеют несколько уплощенную сумку. Длина яйцевода 15—16 см. Без резкой границы яйцеводы переходят в рога матки. Матка двурогая, тело короткое, а рога более вытянуты, чем у коровы, и заострены. Шейка длинная—до 5 см — и так же, как у коровы, образует поперечные и продольные складки. Влагалище имеет две большие продольные складки.

Слизистая рогов матки характеризуется наличием небольших карункулов, располагающихся в четыре ряда. Их насчитывают 88—96 (Л. Франк). У овец карункулы меньше, чем у коров, имеют овальную форму с небольшим центральным углублением.

Гистологическое строение половых путей овцы иллюстрирует рисунок 45.

Яйцевод как на продольных, так и на поперечных срезах выявляет развитые продольные первичные и вторичные складки. Эпителий, покрывающий слизистую, цилиндрический и имеет реснички, но между этими клетками имеются, так же как и у коровы, палочковидные и секреторные клетки.

Слизистая рога матки покрыта тоже цилиндрическим мерцательным эпителием, причем в участках, покрывающих карункулы, клетки ниже. Строение эпителия меняется в течение цикла. Во время течки эпителий становится выше и приобретает характер многорядного в связи с расположением ядер в разных плоскостях. Эта картина выявляется более резко после овуляции в участках, расположенных между карункулами. Эпителий, покрывающий карункулы, изменяется меньше.

В толще слизистой лежат железы, причем они обнаруживаются в местах перехода рога в трубы (рис. 45), однако в этом месте они короче, чем в полости рога, располагаются менее густо и меньше изгибаются. Маточные железы у овец имеют такое же строение, как и у коров. Слизистая тела матки покрыта цилиндрическим эпителием. Здесь также обнаруживаются железы.

Шейка матки у овец образует складки с ясно выраженными выступами. Слизистая покрыта высоким цилиндрическим эпителием.

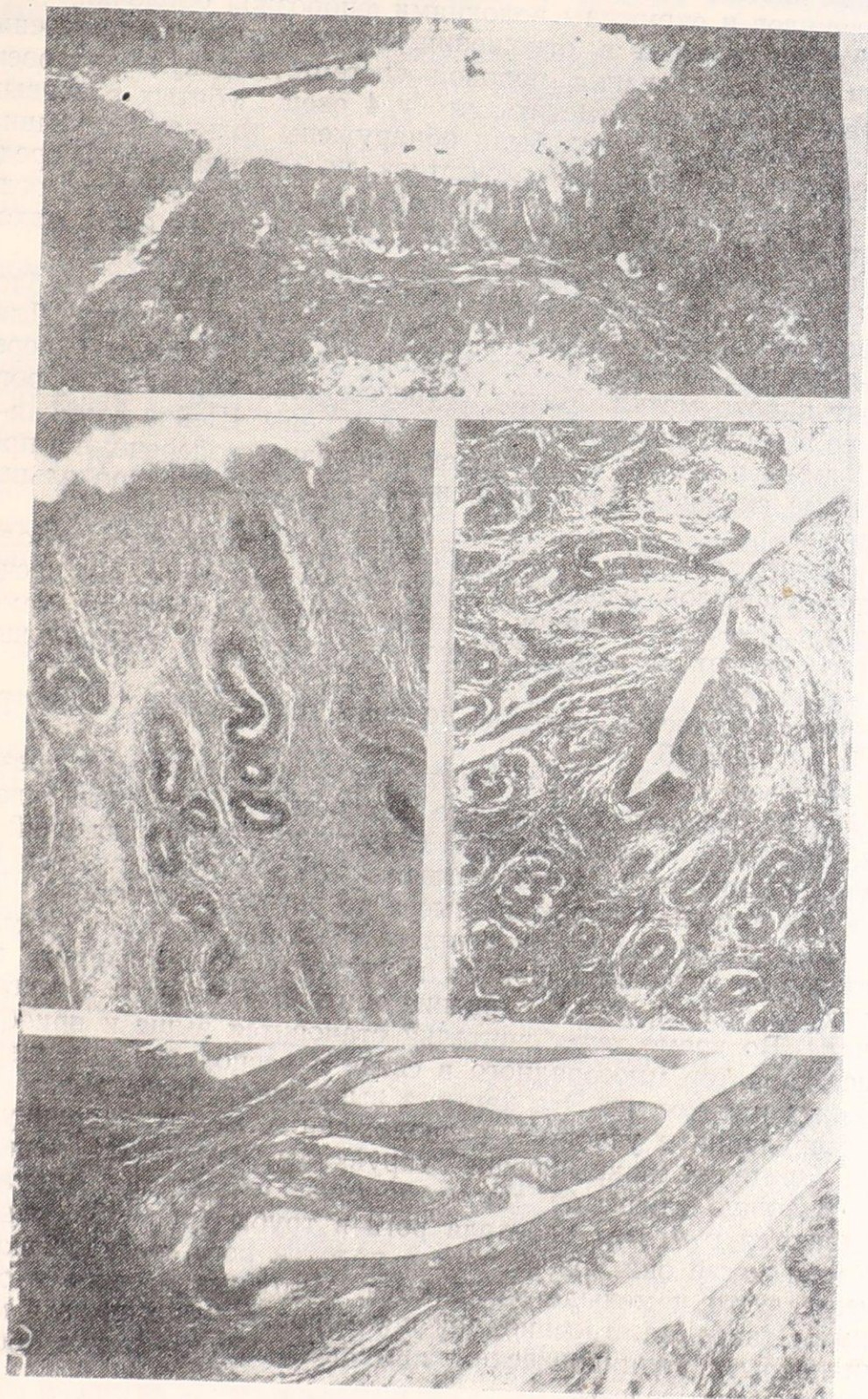


Рис. 45. Вверху: мерцательный эпителий яйцевода овцы. В середине: слизистая рога матки овцы. Внизу: поперечный срез шейки матки овцы.

Эпителий изменяет свой характер в области влагалища, превращаясь в многослойный плоский. Во влагалище во время течки увеличивается количество слоев эпителия, поверхностные клетки уплощаются и отделяются. После овуляции между клетками эпителия обнаруживаются многочисленные лейкоциты, причем в этих участках разрушается эпителий. Эта картина более ярко выражена в глубоком отделе влагалища.

Морфологические данные дают основание для разработки метода определения стадий цикла у овец при помощи вагинальных мазков. Однако необходимо уточнить топографию участков влагалища для получения более характерной картины мазка. Исследования в этом направлении (В. Половцева, 1935; М. Кардымович, 1935) заслуживают внимания.

Изменения в яичниках овец при беременности. Продолжительность беременности у овец определяется в 150 дней.

Данные о процессе оплодотворения и перемещении яиц в яйцеводах весьма ограничены.

Из старых работ заслуживают внимания эмбриологические исследования Аштона (1898). Стадии дробления исследованы на яйцах, добытых соскобом со слизистой яйцевода, а ранние зародыши при промывании рогов матки 0,5-процентным водным раствором хромовой кислоты. Овцы забивались в разные периоды после течки. Из косвенных замечаний автора вытекает, что на второй день после покрытия яйцо в стадии двух бластомер обнаруживается в средней части яйцевода, на третий день в маточном конце яйцевода в стадии шести бластомер и больше, на четвертый — дробящееся яйцо попадает в рог матки.

Более точные данные о перемещении яиц в трубах овцы установлены А. И. Лопыриным и М. В. Логиновой (1953). После овуляции яйцеклетки быстро проходят абдоминальный отдел трубы и через 20 часов достигают ее середины, затем продвижение яиц замедляется и нижнюю треть яйцевода яйца проходят в течение 3—4 суток.

В стадии примерно 14—16 бластомер яйцо поступает в рога матки. Прикрепление плодного яйца у овец наблюдается к 16—17-му дню после оплодотворения.

Динамика роста эмбрионов овец представлена в прилагаемой кривой (рис. 46).

Изучая массовый материал бойни, мы прежде всего могли отметить, что двойни среди простых курдючных (короткохвостых) овец явление нередкое. Имея в виду замечания Милованова о том, что для правильной организации искусственного осеменения необходимо знать, часто ли встречаются одноплодные близнецы, мы осмотрели половую систему около 100 овец, имевших в матке два и больше плодов.

Оказалось, что во всех случаях число желтых тел в яич-

никах соответствовало числу зародышей. Каждый зародыш имел собственные плодные оболочки.

На основании этих данных мы можем говорить о том, что однояйцевые близнецы встречаются у овец очень редко и многоплодие овец зависит от количества овулировавших фолликулов.

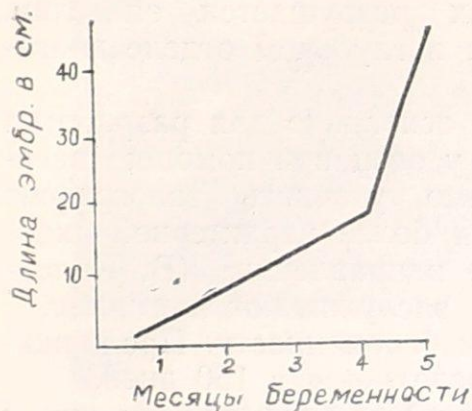


Рис. 46. Кривая роста эмбрионов овец.

При благоприятных условиях оплодотворяется столько яиц, сколько было их выброшено из яичников во время овуляции в период течки.

Для специального микроскопического исследования половой системы были использованы овцы в количестве 20.

Величина и вес яичников у овец, так же как и у коров, значительно варьируют в зависимости от наличия желтых тел беременности и фолликулов. Чаше желтые тела имеются в одном яичнике. Размер желтых тел беременности несколько варьирует. В среднем их диаметр равен 10—11 мм. Макроскопически в яичниках беременных овец обнаруживаются фолликулы от 1 до 5 мм в диаметре. Количество маленьких фолликулов велико: иногда более 10 в одном яичнике. Более крупные фолликулы (5 мм) встречаются не у всех овец. Количество таких фолликулов в яичнике колеблется от 1 до 3, редко больше. Эти данные показывают, что в течение беременности в яичниках овец происходит рост фолликулов, но пузырьки, так же как и у коров, не достигают своего предельного размера и не овулируют.

На микроскопических препаратах многие фолликулы в яичниках беременных овец имеют нормальное строение. У некоторых пузырьков, иногда даже маленьких, бывает очень сильно развита *theca interna*, но клетки ее бедны липоидами. Кроме того, встречаются атретические фолликулы. Процесс атрезии фолликулов у овец при беременности протекает так же, как и у коров. В строме отсутствуют специальные интерстициальные клетки.

Желтые тела беременности по своему микроскопическому строению похожи на периодические желтые тела и в основном сходны с таковыми у коров. Однако у овец менее развито соединительнотканное ядро желтого тела (рис. 47).

Изучая последовательные изменения, происходящие в желтых телах в течение беременности, мы могли отметить, что на ранних стадиях (зародыш 2 см) желтое тело еще имеет

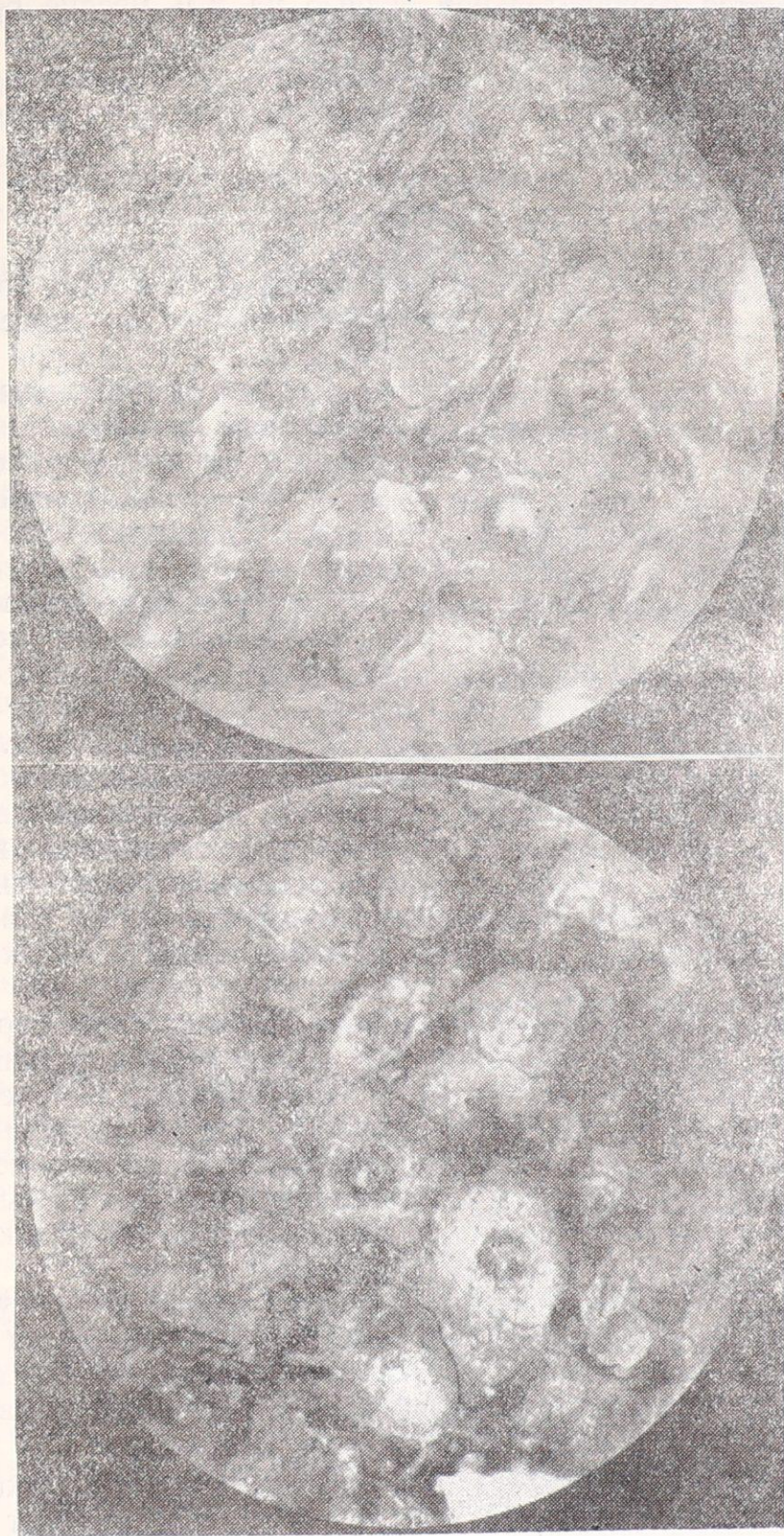


Рис. 47. Желтое тело беременности овец. Вверху: эмбрион 15 см длины.
Внизу: плод 40 см длины.

центральную полость, содержащую жидкость. Эта полость заполняется соединительной тканью на 2-м месяце беременности, когда плод достигает 5 см длины.

В начальном периоде беременности лютеиновые и соединительнотканые клетки желтого тела содержат липоиды в виде мелких капелек.

На 2-м месяце беременности количество липоидов уменьшается почти до полного исчезновения к середине 3-го месяца.

Липоиды появляются вновь на 5-м (последнем) месяце беременности в виде мельчайших капелек в лютеиновых клетках.

У овец интенсивный рост эмбрионов наблюдается в последнем месяце беременности (рис. 46). За 30 дней длина плода увеличивается в два раза.

Существенные изменения в желтом теле беременности наступают в периоде, когда длина плода достигает 28 см, т. е. в середине последнего месяца плодоношения. В этом периоде число липоидных капель в лютеиновых клетках увеличивается. Липоиды обнаруживаются также и в соединительнотканых клетках. Клетки желтого тела сохраняют хорошо свою структуру до конца плодоношения.

В результате измерения величины ядер лютеиновых клеток желтых тел беременности получены вариационные кривые, которые изображены на рис. 48.

Как видно из рисунка, в течение беременности имеет место увеличение объема ядер;

однако кривые до того периода, как в клетках появляются липоиды, имеют резко выраженный эксцесс.

В конце беременности, когда в лютеиновых клетках появляются липоиды, кривые величины ядер принимают многовершинный характер.

Итак, желтое тело овец имеет большое сходство с желтым

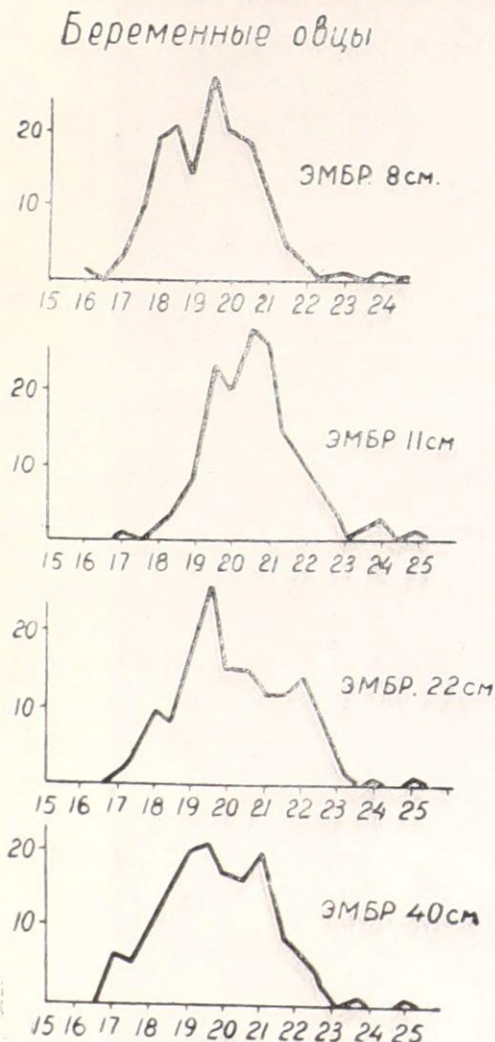


Рис. 48. Вариационные кривые величин ядер лютеиновых клеток желтых тел беременных овец.

телом коров, но отличается от последнего тем, что в своих лютеиновых и текальных клетках содержит значительно меньшее количество липоидов. Кроме того, лютеиновые клетки желтого тела овец сохраняются до конца беременности, в то время как у коров в последнем периоде стельности желтое тело подвергается ясно выраженному обратному развитию.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА ЛОШАДИ

Яичники лошади по своему строению значительно отличаются от яичников других млекопитающих. Известно, что они имеют бобовидную форму и одеты плотной капсулой. Деятельная часть органа располагается вокруг овуляционной ямки, образующейся путем загибания и впячивания зародышевой пластинки. Эти особенности в строении яичников достаточно ярко уже выступают в периоде эмбрионального развития.

Х. Кол и Г. Харт (1930), исследуя динамику роста половых желез у эмбрионов лошади, отметили, что кривая веса гонад в первом периоде утробной жизни нарастает постепенно, затем гонады сильно увеличиваются в объеме. У плода 65 см длины яичники достигают максимального объема и весят больше, чем яичники матери. К концу утробной жизни вес яичников уменьшается. Микроскопическое исследование показало, что скачкообразное увеличение яичников у эмбрионов лошади связано главным образом с развитием интерстициальных клеток.

О раннем появлении и сильном разрастании интерстициальных клеток в яичниках лошади сообщали и другие авторы (П. Эме, 1907; Ф. Кон, 1926). Эме подробно останавливается на процессе развития яичников лошади, указывая, что у эмбрионов во второй половине утробной жизни в яичниках появляются фолликулы, которые подвергаются атрезии и образуют атретические тела.

Эме предположил, что интерстициальная ткань в яичниках эмбрионов дополняет лютеиновую ткань яичников матери. Кон и Харт установили наличие гормонов в яичниках плода и высказали предположение, что гонады служат источником фолликулярного гормона, появляющегося в избытке во время беременности.

На наш взгляд, оба высказанных предположения являются мало обоснованными. В процессе развития у эмбрионов лошади действительно наблюдается резкое увеличение объема яичников. У эмбрионов 6—7 месяцев (рис. 49) вес яичников

достигает 60 г (рис. 49), но следует отметить, что основная масса эмбрионального яичника, занятая «интерстициальными клетками», в дальнейшем превращается в строму органа, соответствующую в яичниках других млекопитающих мозговому веществу.

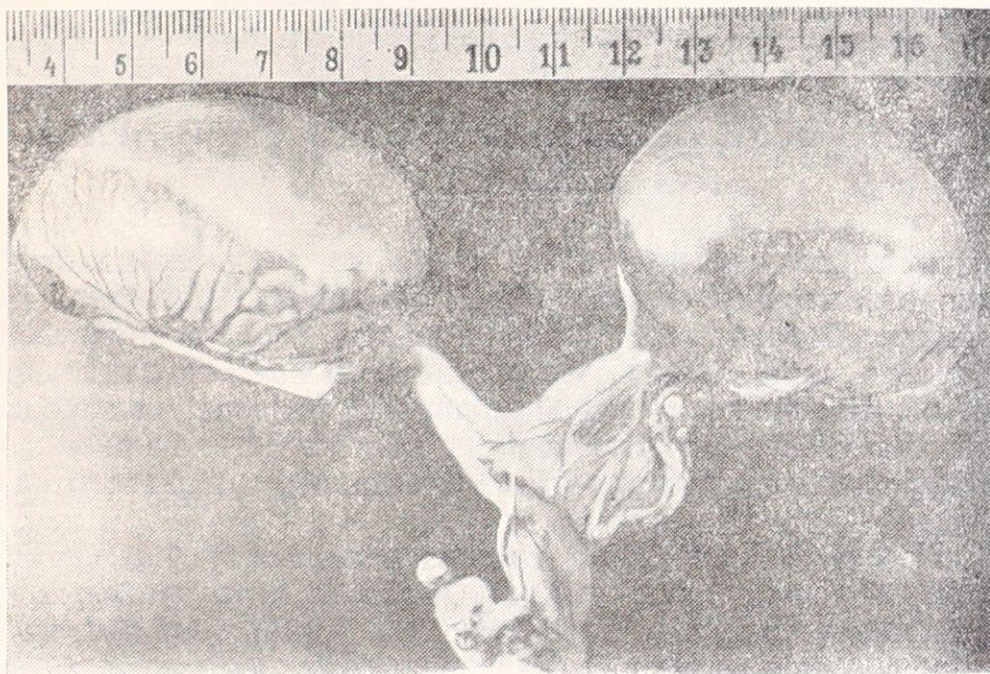


Рис. 49. Яичники эмбриона лошади 68 см длины.

Уже во второй половине утробной жизни интерстициальная ткань яичника подвергается регрессивным изменениям, и в развитом яичнике не остается и следа от этих «интерстициальных» клеток. Повидимому, эти клетки, являясь измененной мезенхимой, способны к накоплению гормонов, которые циркулируют в организме матери. В яичниках взрослых лошадей в строме нет типичных интерстициальных клеток, и основная масса органа занята веретенообразными соединительными клетками.

Деятельным участком является краевая зона вокруг овуляторной ямки. В этом участке происходит развитие фолликулов и их атрезия.

Функциональные изменения в яичниках лошади и изменения при беременности. Продолжительность полового цикла у лошади имеет большие колебания — от 20 до 32 дней, но бывает и больше — от 7 до 37 дней (В. К. Милованов, 1940).

Продолжительность периода охоты у кобыл весьма изменчива. Часто охота длится 7 дней и больше.

По данным Л. М. Мирской и А. А. Зальцман (1935), раз-

личная продолжительность охоты обусловлена различием динамики роста фолликулов. У одних кобыл фолликулы вырастают до предельных размеров очень быстро, у других этот процесс тянется долго; в последнем случае наблюдается длительный период охоты. Фолликулы во время течки достигают различной величины, от 1 до 7,5 см в диаметре. Поэтому величину фолликула нельзя считать точным критерием для определения степени его зрелости. Овуляция у кобыл происходит за 1—2 дня до конца охоты.

Более подробные и четкие данные о состоянии половой системы кобыл приводит Х. И. Животков (1938—1952). Основываясь на ректальном исследовании, автор описывает картину изменений, происходящих в зреющем фолликуле, и его состояние перед овуляцией, а также после разрыва во время образования желтого тела. Необходимо учитывать при ректальном исследовании не только форму и величину пузырька, но напряженность и толщину его стенок.

Форма зрелого фолликула шаровидна, величина колеблется от 3 до 7 см в диаметре, причем фолликул может овулировать при различной величине.

Консистенция зрелого фолликула всегда флюктуирующая, но напряженность стенок фолликула резко меняется. Перед овуляцией возрастает внутрифолликулярное давление и увеличивается напряженность стенок пузырька. После овуляции фолликул спадается и легко прощупывается. Овуляция у кобыл обычно происходит в конце охоты. Ректальное исследование позволяет уточнить время, лучшее для покрытия и осеменения лошади.

Об эффективности случки кобыл в различные дни охоты сообщают также А. В. Шкургин (1939) и П. А. Самоделкин (1939), отмечая значение ректального исследования для практики коневодства.

Для изучения микроскопического строения половой системы лошади нами был использован материал, взятый при забоях здоровых помесных лошадей, не удовлетворявших хозяйства по стандартным показателям. Кроме этого, мы имели возможность использовать материал от 48 кобыл монгольской породы, предоставленный нам М. В. Гольдбергом и Е. В. Завадовской в фиксированном виде в 10-процентном формалине. Среди исследованных нами лошадей были беременные, причем размер зародышей колебался в пределах от 27 до 78 см.

Несмотря на некоторые недостатки в смысле подбора материала, все же оказалось возможным на основании микроскопического анализа состояния половой системы отметить ряд особенностей строения яичников лошади.

Яичники лошади одеты сильно развитой капсулой. Капсула яичника с поверхности покрыта мезотелием, под мезоте-

лием располагается тонкая бесструктурная пленка. Соединительнотканная часть капсулы построена из ряда волокон, образующих пласты с различным расположением перекрещивающихся волокон. В глубоких отделах капсул волокна вплетаются в строуму органа. Под капсулой располагается сильно развитый сосудистый слой.

Основная масса яичника построена из соединительнотканых веретенообразных клеток и коллагенных волокон. Соединительнотканными клеточными элементами, по сравнению с другими копытными, яичник лошади довольно беден.

Деятельная часть яичника располагается вокруг овуляторной ямки. Этот участок органа уменьшается с возрастом. В зимнее время у монгольских кобыл наблюдается замедленный рост фолликулов. (Из исследованных 23 холостых кобыл желтые тела были обнаружены только у 2 кобыл. По-видимому, у данной породы лошади при табунном содержании овуляция в зимнее время происходит в редких случаях.)

Рассматривая половую систему лошадей различного возраста, мы имели возможность убедиться в значительном колебании величины зрелых фолликулов в яичниках. Однако следует отметить, что у молодых лошадей обычно зрелые фолликулы значительно меньше, чем у многорожавших кобыл. На рисунке 50 изображен зрелый фолликул 3 см в диаметре из яичника молодой лошади. Этот фолликул имеет истонченную поверхность и находится в предовуляторной стадии.

Строение половых путей лошади можно представить в следующем виде.

Слизистая яйцевода образует многочисленные складки и покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, имеющим ворсинки. Мышечная оболочка, как и у других животных, состоит из циркулярного, продольного и косого слоев. Серозная оболочка богато васкуляризирована.

Матка двурогая. Ее слизистая покрыта однослойным мерцательным эпителием. Маточные железы сильно ветвятся и покрыты также однослойным цилиндрическим эпителием. Во время беременности клетки мерцательного эпителия отторгаются и обнаруживаются в слизи из влагалища. На этом основан метод ранней диагностики жеребости. Шейка матки образует высокие продольные складки. Эпителий однослойный цилиндрический, который переходит в многослойный плоский влагалища.

В литературе имеются данные об изменениях, происходящих в яичниках лошади при беременности; исследования произведены с учетом особенностей лошадиных, как животных, в моче и крови которых обнаружены в избытке гормоны фолликулин и гонадостимулятор.

Данные о колебании содержания гормонов в моче и кро-

ви жеребых кобыл приводит С. М. Штамлер (1935). Гонадотропный гормон закономерно обнаруживается в крови кобыл, начиная с 40 — 42-го дня жеребости, и вскоре достигает высокой концентрации 10 000—50 000 МЕ, а иногда даже до 130 000 МЕ в литре сыворотки. Высокое содержание этого гормона в крови держится до 90—100-го дня, а затем падает. После 250-го дня беременности концентрация гонадотропного гормона не превышает 333 МЕ в литре.

Фолликулин в моче жеребых кобыл появляется в незначительном количестве в первом месяце беременности. С 90-го дня концентрация фолликулина в моче быстро увеличивается и к 140—150-му дню беременности достигает максимума, в среднем 300 000—400 000 МЕ в литре. В таком количестве, с некоторыми колебаниями, фолликулин содержится до 250-го дня. После этого содержание фолликулина в моче уменьшается, и с 300-го дня его концентрация достигает только 30 000 МЕ в литре, а иногда несколько меньше. На указанном уровне гормон держится уже до конца беременности.

Учитывая колебания концентрации гонадотропного гормона в крови, Кол, Ховел и Харт (1931) описали последовательные изменения в яичниках кобыл при беременности. Обобщая материал, авторы сочли возможным в течении беременности выделить четыре периода.

I период включает время от момента зачатия до 40-го дня (зародыш до 1,9—2,2 см длины). Сыворотка матери почти не содержит гонадотропного гормона. В яичниках обнаруживаются желтое тело беременности и довольно крупные фолликулы, достигающие в диаметре 2—3 см.

II период включает время от 40-го до 150-го дня беременности. В течение этого срока сыворотка крови матери содержит гонадотропный гормон, а в яичниках происходит рост фолликулов, лютеинизация их и, наконец, образование новых желтых тел. На микроскопических препаратах можно видеть, что стенка желтых тел в период формирования складчата и состоит из каймы лютеиновых клеток, между которыми прорастают тяжи соединительной ткани. Такие вполне сформированные желтые тела по своей структуре не отличаются от желтых тел беременности.

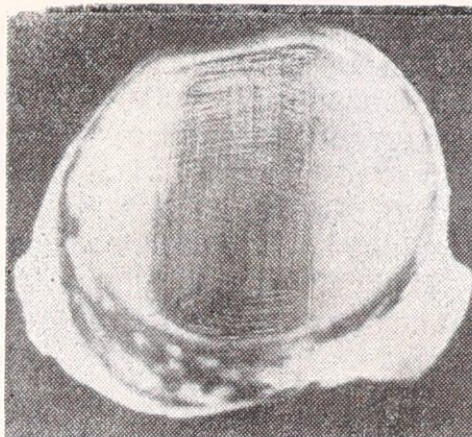


Рис. 50. Фолликул из яичника лошади.

III период начинается в конце 5-го месяца беременности и характеризуется значительным уменьшением гонадотропного гормона в крови матери. В это время в яичниках желтые тела подвергаются регрессивным изменениям. Лютеиновые клетки сморщиваются и в своей протоплазме содержат жир. Крупные фолликулы в яичниках отсутствуют.

IV период (начало не установлено). В этом периоде происходит значительное уменьшение объема яичников. В них обычно отсутствуют желтые тела, а если сохраняются, то только в виде следов. В этом периоде в некоторых случаях в яичниках обнаруживаются довольно большие фолликулы.

Изучая этот материал, авторы делают вывод, что гонадотропный гормон во втором периоде беременности активизирует яичники, а образующиеся желтые тела обеспечивают имплантацию.

Нами исследованы яичники небольшого периода беременности (длина зародыша от 27 до 78 см), который, согласно данным Кола и сотрудников, обозначается как конец III и IV периодов. Авторы отметили, что они, вследствие недостатка материала, не могли провести более определенной границы между двумя упомянутыми периодами. Наши данные вносят некоторое дополнение. Рассматривая наш материал, можно говорить о том, что желтые тела с диаметром, превышающим 2 см, могут сохраняться в яичниках до периода, когда зародыш достигает 40 см длины, однако обычно желтые тела к этому периоду подвергаются инволюции.

Желтые тела совершенно исчезают или остаются в виде фиброзных небольших образований в период, когда длина зародыша превышает 48 см, но наблюдаются случаи, когда желтые тела исчезают несколько раньше (зародыш 43 см).

У кобыл уже в конце второго периода беременности исчезают в яичниках крупные фолликулы, превышающие в диаметре 1,0 см. Это подтверждается данными нашего исследования. Крупные фолликулы, как правило, отсутствовали у беременных кобыл. Из 23 кобыл фолликулы, превышающие 1,0 см, были обнаружены только у трех. Микроскопическое исследование показало, что многие фолликулы в яичниках беременных кобыл подвергались процессу атрезии. Большинство желтых тел находилось в состоянии увядания, но в некоторых из них была еще сохранена типичная лютеиновая ткань.

Мы не имели возможности проследить последовательные стадии развития желтого тела у лошади, но, просматривая свои препараты, мы могли отметить, что желтое тело лошади по преимуществу является «эпителиальным» образованием, хотя оно и имеет соединительнотканное ядро (рис. 51).

Фолликулы в яичниках лошади имеют, сравнительно с другими копытными, слабо развитую сосудистую оболочку (рис. 52).

Во время атрезии в фолликулах лошади не выступает так ярко, как у других животных, гипертрофия текальных элементов. Фолликулы подвергаются сперва кистозному перерождению, а затем зарастают окружающей соединительной тканью.

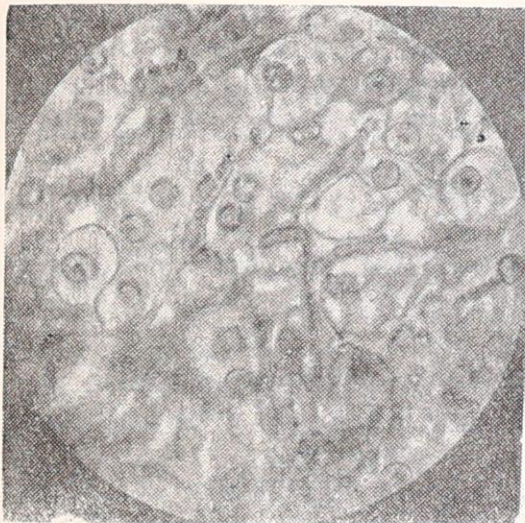


Рис. 51. Желтое тело лошади.

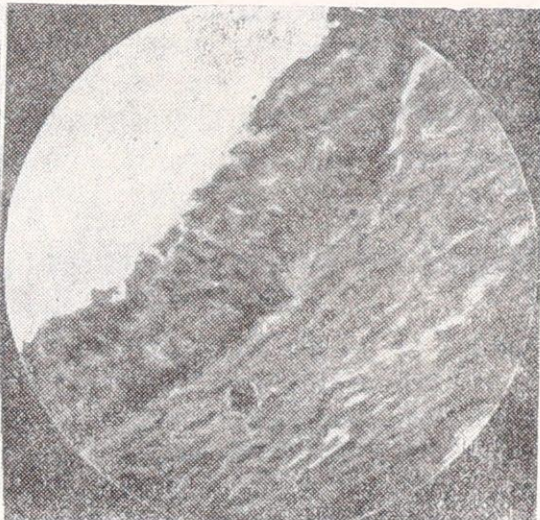


Рис. 52. Стенка фолликула лошади.

В связи с тем, что желтое тело лошади сравнительно бедно соединительнотканскими элементами, процесс его инволюции протекает иначе, чем у других копытных. В этом процессе выступают особенно четко дегенеративные изменения лютеиновой ткани и жир отлагается в лютеиновых клетках. После гибели этих клеток желтое тело сравнительно медленно превращается в фиброзное образование.

С целью сопоставления размеров ядер фолликулярных и лютеиновых клеток у лошади и у других животных мы приводим вариационные кривые, полученные нами в результате ряда измерений (рис. 53).

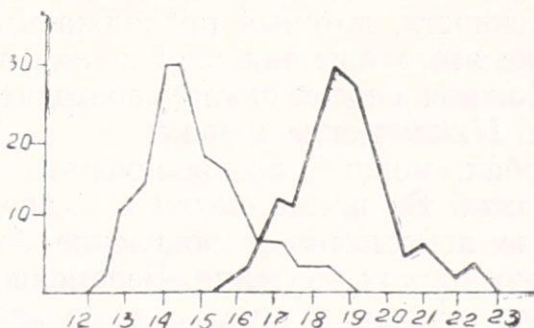


Рис. 53. Вариационные кривые величин ядер лютеиновых клеток желтого тела и клеток фолликулярного эпителия фолликула из яичника лошади.

Приведенные кривые составлены по общему типу и демонстрируют характер изменчивости ядер эпителия фолликула и ядер лютеиновых клеток вполне развитого желтого тела, изображенного на рисунке 51.

Подводя итог исследованию, мы можем отметить следующее:

Яичники лошади по своему микроскопическому строению отличаются от яичников других животных. Строма их сравнительно бедна недифференцированными соединительнотканными клетками. Интерстициальные клетки в строме отсутствуют. Фолликулы имеют слабо развитую сосудистую оболочку. Ткань желтого тела в основном построена из лютеиновых клеток. В соединительнотканых тяжах отсутствуют текальные клетки (тека-лютеиновые). В связи с этим процесс инволюции желтого тела у лошади протекает иначе, чем у других копытных.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЯИЧНИКОВ ДОМАШНИХ ХИЩНЫХ (КОШКИ, СОБАКИ)

Общие данные о половом цикле и о функциональных изменениях половой системы домашних хищных приведены в многочисленных работах.

О половом цикле собаки известны исследования Ф. Маршалла, Д. Хэммонда и Льюиса (1915), Х. Иванса и Х. Кола (1931) и др.

Течка у собак обычно бывает два раза в году (весной и осенью). Охота продолжается около недели, причем в этот период наблюдаются маточные кровотечения. Овуляция происходит спонтанно. Если по тем или другим причинам собака не забеременела, у нее под влиянием гормона желтого тела происходит разрастание слизистой оболочки матки и увеличение молочных желез, т. е. наступает период ложной беременности, который продолжается примерно 30 дней. В течение этого времени в яичниках обнаруживаются желтые тела. Ложная беременность переходит в анэструс.

Циклические изменения, происходящие в половой системе собак, можно контролировать исследованием вагинальной слизи. Во время течки в мазках обнаруживается исчезновение лейкоцитов и появление большого количества ороговевших клеток эпителия. Беременность у собак продолжается 62 дня, причем в течение всего периода плодоношения в яичниках остаются желтые тела.

Половому циклу кошки тоже посвящены многочисленные работы (Грос, 1933; Р. Бург, 1935 и др.).

Течка у кошки бывает 2—3 раза в году. В отличие от собаки и ряда других животных, у кошки овуляция провоцируется коитусом. По данным Кюрье и Гроса, разрыв фолликулов наступает через 26—27 часов после коитуса. Беременность длится 56—59 дней.

Помимо упомянутых хищных, половой цикл довольно хорошо изучен у лисиц. Лисица в пушном звероводстве заняла определенное место, и вопросам ее размножения в вольерах

уделено большое внимание. О нормальном половом цикле лисиц сообщают Е. А. Какушкина (1934—1936), Р. О. Клер (1934), И. Д. Старков (1937).

Течка у лисиц бывает один раз в году, весной, и продолжается 2—4 дня (И. Д. Старков), причем при помощи вагинальных мазков довольно легко устанавливаются различные фазы цикла (Е. А. Какушкина; И. Д. Старков, 1937). Овуляция происходит спонтанно.

Излагая половой цикл, большинство исследователей в своих работах приводит данные о микроскопическом строении матки и яичников упомянутых животных, но, кроме того, имеются еще специальные исследования о развитии и микроскопическом строении яичников кошки и собаки (Янкер, 1930; Шопе, 1928; Майер, 1935 и др.).

Основные данные, касающиеся органогенеза яичников, приведены нами выше, и здесь лишь следует отметить, что везикулярные фолликулы у кошки, собаки, а также лисицы появляются в яичниках уже в постэмбриональной жизни.

Нет надобности останавливаться на описании строения яичников собаки и кошки как объектов, достаточно хорошо известных и обычно служащих для изучения строения органа при прохождении курса микроскопической анатомии. Следует лишь отметить, что яичники кошки чрезвычайно богаты интерстициальными клетками, а яичники собак содержат их значительно меньше.

Основным материалом для нашего исследования служили кошки, убитые в различные периоды полового цикла и беременности. Кроме того, в нашем распоряжении был случайный материал — яичники собак.

Мы приводим результаты наших исследований, главным образом касающихся яичников кошки, так как этот объект является наиболее удобным для того, чтобы проследить особенности строения «интерстициальной железы».

Яичники кошек. В связи с наличием достаточно большого количества работ мы только коротко остановимся на собственных наблюдениях и приведем в основном данные об изменчивости величин ядер клеток, входящих в строение яичника. Всего было исследовано 30 кошек.

В яичниках молодых, нерожавших кошек в периоде наступления половой зрелости находятся фолликулы на разных стадиях развития и атрезии. Между фолликулами располагаются тяжами или отдельными группами интерстициальные клетки. Особенно их много вокруг фолликулов, подвергающихся атрезии, причем theca interna этих фолликулов часто сливается с массой интерстициальных клеток.

В период охоты в яичниках наблюдаются более крупные фолликулы, достигающие в диаметре от 2—3 мм до 6 мм. По своему строению эти пузырьки должны быть отнесены к зре-

лым образованиям. Если овуляция не происходит, крупные фолликулы подвергаются атрезии.

Изучая изменчивость величин ядер клеток фолликулярного эпителия, мы могли отметить, что у кошки, так же как у других исследованных нами животных, ядра клеток эпителия небольших фолликулов значительно крупнее, чем ядра этих же клеток в больших и зрелых фолликулах (рис. 54), текальные клетки пузырьков, подвергающихся атрезии, по внешнему виду имеют большое сходство с интерстициальными

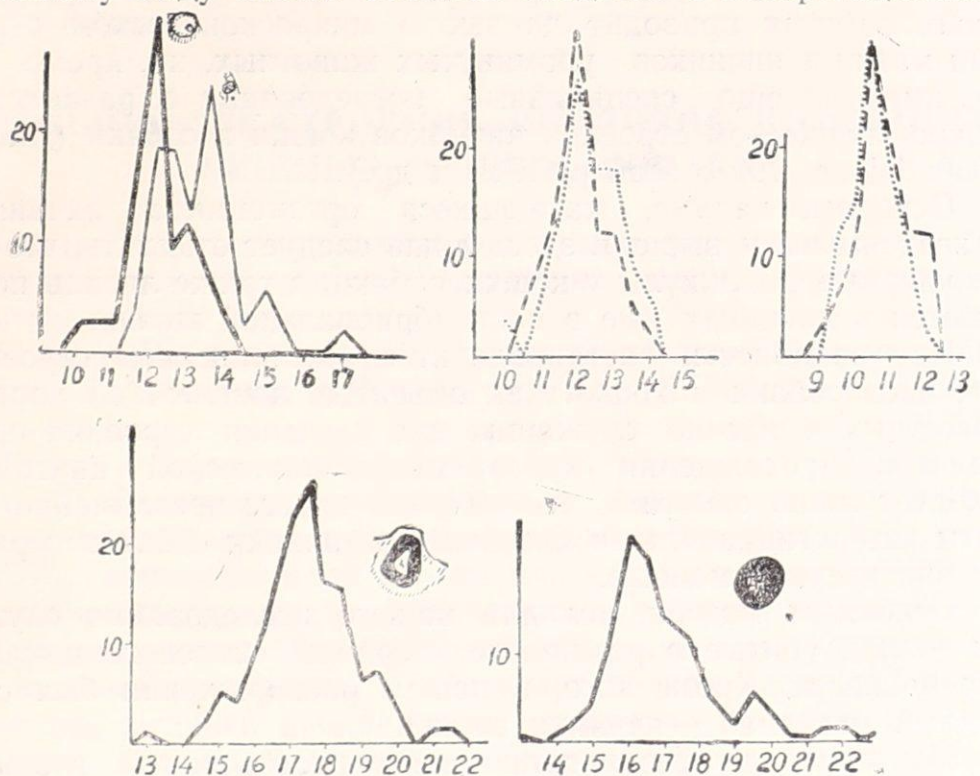


Рис. 54. Вариационные кривые величины ядер фолликулярного эпителия (тонкая черта), текальных и интерстициальных клеток (пунктир) и лютеиновых клеток (толстая черта) из яичников кошек.

ми клетками, возникающими в строме яичника. Мы приводим вариационные кривые величин ядер измененных клеток thecae internaе фолликулов и кривые ядер интерстициальных клеток из стромы органа. Как видно из рисунков, вариационные кривые имеют совершенно одинаковый характер, что служит лишним доказательством того, что интерстициальные и текальные клетки являются образованиями, возникшими из элементов стромы яичника.

Изучая яичники беременных животных, мы могли отметить, что желтые тела у кошки почти исключительно состоят из лютеиновых клеток. Текальные клетки в образовании желтого тела не принимают участия и остаются только на периферии желтого тела и местами переходят в строму, сливаясь

с интерстициальными клетками. Ядра лютеиновых клеток образуют типичные кривые, изображенные на рисунке 54.

Далее, изучая состояние яичников в различные периоды беременности, можно отметить, что у кошки до конца периода плодношения сохраняются лютеиновые клетки желтого тела. Так, у кошки, убитой незадолго до родов, были обнаружены желтые тела, лютеиновые клетки которых содержали в большом количестве жир, но ядра клеток были еще хорошо сохранены. Ярко выраженное обратное развитие желтых тел было отмечено у животных, убитых через 4 и 10 часов после родов. Лютеиновые клетки этих желтых тел были сморщены, содержали крупные капли жира и имели пикнотически измененные ядра. Но и в этом периоде в желтом теле нельзя было обнаружить текальных клеток. Это говорит о том, что желтое тело кошки следует отнести к эпителиальным образованиям.

Во время беременности в яичниках кошки продолжается развитие фолликулов. Эти фолликулы достигают зрелости, но не овулируют, а подвергаются атрезии. О зрелости фолликулов до некоторой степени свидетельствуют приведенные вариационные кривые величины ядер клеток фолликулярного эпителия.

Яичники собак. Исследуя случайный материал — яичники собак, мы могли отметить, что у них рост фолликулов происходит по общему типу, но в зрелых фолликулах наблюдается гипертрофия клеток эпителия. Интерстициальные клетки возникают вокруг атретических фолликулов из текальных клеток. При атрезии фолликулов местами выделяются группы гипертрофированных текальных клеток, которые в виде фестонов оттесняют гранулезу.

Желтое тело собак построено из лютеиновых клеток; текальные элементы остаются на периферии образования и сливаются со стромой органа.

Исследованные нами домашние хищные (кошка и собака) в строении яичников имеют много общих черт. Во-первых, в их яичниках сильно развиты интерстициальные клетки, которые возникают из соединительнотканых клеток стромы органа. Количественно интерстициальные клетки более сильно развиты в яичниках кошки, меньше у собаки. Интерстициальные клетки в большом количестве обнаружены в яичниках во все периоды полового цикла.

Рост фолликулов и дифференцировка фолликулярных клеток у кошки отличаются от подобного же процесса у собаки. У последней в предовуляционной стадии в фолликулах наблюдается гипертрофия клеток гранулезы. Желтые тела упомянутых хищных являются эпителиальными образованиями. Текальные клетки остаются на периферии образования и не входят в строение желтого тела.

Желтые тела у кошки, а также (по литературным данным) у собаки сохраняются в яичниках в течение всего периода плодоношения.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА ГРЫЗУНОВ

Циклические изменения половой системы многочисленных представителей отряда грызунов прослежены и изучены главным образом у лабораторных животных (мышь, крыса, морская свинка), а также у кролика¹. Дикie виды изучены мало.

Однако, руководствуясь общими данными о половом цикле грызунов, можно отметить, что большинство из них является полиэстричными животными, приносящими, сравнительно с другими млекопитающими, большой приплод (Мантейфель, 1947; Новиков, 1949).

Лабораторные грызуны являются основными объектами, которые обычно используются для стандартизации половых гормонов, а также для постановки экспериментов по изучению эндокринной функции половых желез. В связи с этим данные о строении их половой системы представляют большой теоретический и практический интерес. Кроме того, особый интерес представляют данные о половой системе кролика как животного, занявшего определенное место в пушном и сельском хозяйстве.

Развитие фолликулярного аппарата у мыши, крысы, морской свинки, а также кролика начинается в постэмбриональном периоде. Яичники новорожденных содержат в корковом веществе только примордиальные фолликулы. В справедливости этих данных мы могли убедиться также по результатам собственных исследований.

Г. Тогари (1927), изучая постэмбриональное развитие яичников, указывает, что мозговые тяжи, происходящие из зародышевого эпителия, у мыши исчезают к периоду половой зрелости, а у морской свинки они сохраняются после наступления половой зрелости. Интерстициальные клетки появляются у мыши на 30-й день, а у морской свинки на 25-й день после рождения. Эти клетки образуются за счет текальных клеток атретических фолликулов. Везикулярные фолликулы в яичниках крысы появляются на 17-й день после рождения.

Циклические изменения половой системы грызунов доста-

¹ Общие данные, касающиеся разведения лабораторных грызунов, изложены в книгах: П. Сахарова, 1933 (мышь и крыса); Г. Ребигер, 1929 (морская свинка); П. В. Терентьев, В. Б. Дубинин, Г. А. Новиков, 1952 (кролик).

точно подробно изучены. Г. Стоккард и Г. Папаниколау (1917) описали половой цикл морских свинок; Д. Лонг и Х. Иванс — у мышей и крыс; А. Паркес (1926) — у мышей; Д. Хэммонд (1925) — у кролика.

У белых крыс и мышей в строении яичников и характере циклических изменений имеется много общих черт. Оба вида животных дают также почти одинаково эффективную реакцию на введение половых гормонов и гонадостимуляторов.

У крыс и мышей фазы полового цикла легко устанавливаются по вагинальным мазкам. Овуляция совершается спонтанно, причем развивается значительное количество фолликулов. На месте разорвавшихся фолликулов образуются желтые тела, которые обычно не редуцируются в течение следующего цикла, и вследствие этого в яичниках половозрелых животных всегда можно найти желтые тела разных генераций.

При беременности желтые тела достигают сильного развития и значительно превышают по объему циклические желтые тела. Желтые тела беременности существуют в течение всего периода плодоношения. Через 24 часа после родов крысы и мыши приходят в течку, овулируют и в их яичниках образуются новые желтые тела лактации. По данным Соботта (1895—1896), в зрелом фолликуле среди клеток фолликулярного эпителия митозы редки. Оболочки пузырька более развиты на полюсе, противоположном разрыву. Наружная истонченная стенка на месте будущего разрыва построена из наружной соединительнотканной оболочки и фолликулярных клеток, располагающихся в 1—2 ряда. *Theca interna* в этом месте отсутствует. Во время овуляции кровоизлияния в полость фолликула наблюдаются редко.

Изменения в лопнувшем фолликуле у мыши наступают уже через полтора часа после овуляции. Среди клеток фолликулярного эпителия встречаются митозы, так же как и среди текальных клеток. Последние содержат жир. Через 2—3 часа после овуляции отверстие на месте разрыва закрывается. Края разрыва слипаются. Одновременно фолликул наполняется новой жидкостью и растягивается. В этот период клетки эпителия перестают делиться и начинают увеличиваться в объеме. Вначале гипертрофируются как клетки, так и ядра, а затем, главным образом, тело клеток. Соединительнотканые тяжи вместе с сосудами проникают между гипертрофированными клетками фолликулярного эпителия и образуют основу желтого тела. Через 40—50 часов после овуляции появляются более мощные пучки соединительной ткани.

Через 72 часа после овуляции желтые тела достигают максимума своего развития, причем в развитом желтом теле лютеиновые клетки в 10 раз превышают по объему исходные формы (фолликулярные клетки). В лютеиновых клетках накапливается жир, который увеличивается с возрастом желтого тела.

Согласно данным Собоотта, желтое тело мыши является эпителиальным образованием, лютеиновые клетки которого появляются в результате гипертрофии фолликулярных клеток.

О строении яичников кролика имеется ряд работ. Довольно подробное описание микроскопического строения органа дано в диссертации И. О. Михаловского (1913).

В отличие от мыши, крысы и морской свинки, овуляция у кролика не происходит спонтанно, а провоцируется коитусом и наступает через 10 часов после спаривания. В связи с этим у кролика процесс созревания фолликулов протекает иначе, чем у других грызунов. У кролика отсутствует регулярный половой цикл. Последний выступает лишь тогда, когда в яичниках по тем или другим причинам появляется ложное желтое тело, вызывающее ложную беременность.

Яичники половозрелого, девственного кролика в корковом веществе содержат многочисленные фолликулы, находящиеся на разных стадиях развития и атрезии.

Фолликулы средней величины и большие имеют хорошо выраженную сосудистую оболочку. Гранулеза отделена от теки мембраной.

Характерной особенностью строения гранулезы является присутствие в ней большого количества телец Калл-Экснера, количество которых, по данным Михаловского, увеличивается ко времени наступления половой зрелости и в период охоты.

В связи с тем, что у кроликов можно легко установить время овуляции, эти животные являются незаменимыми объектами для исследования процесса разрыва фолликулов. Процесс можно наблюдать на животных со вскрытой брюшной полостью через 10 часов после спаривания. Момент вскрытия фолликулов заснят на киноленту.

Перед самым разрывом стенка фолликула вздувается, стигма растягивается, после чего следует разрыв. Яйцо и фолликулярная жидкость выбрасываются наружу. Нам удалось видеть этот процесс разрыва фолликулов у двух кроликов со вскрытой брюшной полостью через 10 часов 30 минут после внутривенной инъекции пролана.

На месте овулировавшего фолликула начинает развиваться желтое тело. При разрыве фолликула образуется небольшое кровоизлияние. Разрастание внутренней соединительнотканной оболочки начинается через сутки после овуляции, причем у кролика текальные клетки, так же как и у мыши, идут на построение соединительнотканной основы желтого тела. Некоторые текальные клетки остаются в желтом теле вблизи тяжей соединительной ткани. Фолликулярные клетки сильно гипертрофируются.

По данным Кона (1903), развитие желтого тела продолжается до 8-го дня, причем к этому времени лютеиновые клетки достигают максимума своей величины. На 7—8-й день

обычно происходит имплантация дробящегося яйца. Желтые тела сохраняются в течение всей беременности.

О распределении жира в желтом теле и в яичнике кролика сообщают Сковран и Келлер (1934). Через 7 часов после овуляции в разорвавшемся фолликуле жир имеется в больших текальных клетках и его немного в фолликулярном эпителии. На 4-й день после овуляции жир имеется в большом количестве в лютеиновых клетках; однако среди клеток попадаются еще фигуры деления. На 17-й день после спаривания количество жира в лютеиновых клетках еще продолжает увеличиваться. Через 12 часов после родов происходит уменьшение в объеме лютеиновых клеток и появляется жир в соединительнотканых клетках. Регрессивные изменения заметны в желтом теле через 36—48 часов после родов.

Большое внимание было уделено изучению ложных желтых тел. Последние у кроликов возникают в тех случаях, когда самка была покрыта вазэктомированным или неспособным оплодотворять самцом, или же если овуляция произошла под влиянием сильного возбуждения. Это наблюдается у самок при их массовом содержании в клетках. Исследования Хэммонда и др. показали, что ложное желтое тело существует и функционирует в яичнике до 16—18-го дня после разрыва фолликула.

При наличии в яичниках ложных желтых тел овуляция не происходит, и кролик во время всего периода ложной беременности остается бесплодным.

Все авторы, исследовавшие грызунов, отмечают, что их яичники богаты интерстициальными клетками. Особенно сильно развиты эти клетки у кроликов. У половозрелых животных, содержащихся отдельно от самцов, интерстициальные клетки часто занимают основную массу коркового вещества, но они имеются также и в яичниках молодых животных.

Для наших наблюдений служили нормальные мыши, крысы, морские свинки и кролики, взятые в различные периоды полового цикла и беременности. Кроме этого, были использованы животные, служившие для стандартизации гормональных препаратов, что позволяет нам сделать некоторые общие выводы как в отношении нормального строения яичников, так и об изменениях в них, связанных с инъекцией гонадостимуляторов.

В связи с наличием большого количества работ о строении и функциональных изменениях половой системы лабораторных грызунов, мы очень коротко остановимся на собственных исследованиях.

С практической стороны наибольший интерес представляют данные о строении яичников инфантильных мышей, так как ими, главным образом, пользуются для стандартизации медицинских препаратов.

Яичники 6—8-граммовых мышей содержат значительное количество везикулярных фолликулов, характерной особенностью которых у мыши и крысы является сильно развитая гранулеза. Клетки фолликулярного эпителия в яичниках инфантильных мышей и крыс интенсивно делятся. Изучая вариационные кривые величин ядер различных по величине фолликулов, мы могли отметить, что вариационный ряд величин ядер клеток эпителия несколько изменяется в зависимости от развития фолликула, однако и в больших и небольших фолликулах кривые являются многовершинными. Некоторые фолликулы в яичниках подвергаются атрезии, и вблизи этих фолликулов строма яичников обычно дифференцируется, и ее клетки образуют типичную интерстициальную ткань.

К периоду половой зрелости в яичниках появляются зрелые граафовы пузырьки, выступающие на поверхности яичников. В периоде течки эти фолликулы в базальной своей части имеют сильно развитую гранулезу; на месте же будущего разрыва количество слоев клеток значительно уменьшено. Митозов в зрелом фолликуле меньше, и вариационная кривая величин ядер характеризуется резко выступающим эксцессом.

Только что овулировавший фолликул спадается, а через некоторое время наполняется кровью. Во время образования желтого тела имеет место, главным образом, процесс гипертрофии фолликулярных клеток. В строме яичника, окружающей фолликул, увеличивается количество интерстициальных клеток. Текальные клетки в желтое тело почти не проникают, благодаря этому желтые тела мыши и крысы являются эпителиальными образованиями, состоящими из лютеиновых клеток, между которыми проходят тяжи соединительной ткани и сосуды.

Вариационные кривые величин ядер клеток желтого тела (измерено суммарно) дают типичную картину, характерную для лютеиновых клеток. Это подтверждает наблюдение, что в строение желтого тела входят лютеиновые клетки одного типа (измененные клетки фолликулярного эпителия). Текальные клетки остаются за пределами желтого тела и образуют интерстициальную ткань.

Мыши и крысы достаточно ярко реагируют на инъекцию гонадотропного гормона. Однако в сравнении с другими более крупными животными, для того чтобы получить реакцию на яичниках этих мелких грызунов, необходима относительно большая доза гормона. Так, 1 МЕ вызывает реакцию у инфантильной мыши весом 7—8 г. Крупным же животным (например, свинье) требуется ввести 3 МЕ на 1 кг живого веса, для того чтобы получить рост фолликулов и течку.

Реакция после инъекции гонадотропного гормона у грызунов достаточно типична, но в тех случаях, когда при стандартизации пролана приходится определять наличие в нем

фактора «А» и «Б», необходимо производить двойную стандартизацию, устанавливая отдельно дозу, вызывающую рост фолликулов, и дозу, при которой образуются кровяные точки.

Пролан вызывает образование атретических фолликулов и кровяных точек. В этом случае заметно его действие на фолликулярный эпителий, но строма яичника тоже отвечает на введение пролана: в ней увеличивается количество интерстициальных клеток.

Важным моментом при стандартизации гонадотропных гормонов является факт, отмеченный М. Г. Гольдбергом (1935), что увеличение доз пролана вызывает в яичниках образование сначала кровяных точек, а затем опять фолликулов. Исследуя эти фолликулы, полученные в результате инъекции очень больших доз суммарного пролана, мы могли отметить, что пузырьки являются кистами, стенка которых лишена эпителия. В данном случае у мыши, так же как у свиней (Б. Хватов, 1935), вследствие гибели фолликулярного эпителия происходит атипичная атрезия фолликула. Недоучет этого факта может ввести исследователя в заблуждение; суммарный пролан макроскопически дает эффект, весьма похожий на тот, который обычно характерен для действия фактора «А». В связи с этим в сомнительных случаях при стандартизации пролана необходим микроскопический анализ состояния яичников, который при наличии кист рассеивает сомнение.

Излагая в предыдущих отделах данные о строении яичников млекопитающих, мы отметили ряд общих особенностей в динамике развития фолликулярного аппарата и желтого тела. Однако для того, чтобы сделать окончательные выводы, несомненно, требовалось провести специальные эксперименты на животном, у которого можно было бы точно определить возраст желтых тел. Наиболее подходящим объектом для этой цели является кролик.

Мы использовали 60 животных, главным образом, породы шиншилла и аляска. Сюда вошли: 1) молодые девственные кролики, 2) девственные кролики в возрасте 2 лет, 3) беременные на разных стадиях беременности, 4) покрытые вазэктомированным самцом.

Состояние яичников девственных кроликов. Яичники девственных кроликов 7—8-месячного возраста, так же как и яичники кроликов 2 лет, в корковом веществе содержат значительное количество фолликулов, находящихся на разных стадиях развития и атрезии. Но интерстициальных клеток больше в яичниках кроликов старшего возраста.

Рассматривая препараты, можно убедиться, что интерстициальные клетки возникают из клеток стромы вблизи везикулярных фолликулов. Особенно много этих клеток бывает вокруг крупных фолликулов, подвергающихся атрезии. У кроликов, убитых в периоде охоты (при осмотре наружные поло-

вые органы гиперемированы), в яичниках были обнаружены более крупные фолликулы, причем некоторые имели нормальное строение, некоторые находились в начальных стадиях атрезии. Это подтверждает наблюдения, что у крольчих в течение периода охоты непрерывно происходят рост и регрессия фолликулов, причем зрелые фолликулы сохраняются от 7 до 10 дней.

Процесс роста фолликула начинается гипертрофией уплощенных клеток, окружающих яйцо в примордиальном фолликуле. Фолликулярные клетки начинают делиться, образуя сперва один ряд кубических, а затем цилиндрических клеток. В результате последующих делений образуется двухслойная гранулеза. За это время фолликул значительно увеличивается в объеме, так же как и заключенная в нем яйцевая клетка.

Образование фолликулярной полости и накопление в ней жидкости совпадает с периодом, когда гранулеза имеет 3—4 ряда клеток, причем одновременно вокруг фолликула выступает более выраженная наружная оболочка. Значительно же увеличивается фолликулярная полость только в фолликулах, имеющих типичную *th. interna*. К этому времени в гранулезе появляются тельца Экснера. Накопление жидкости происходит в связи с васкуляризацией фолликула и развитием внутренней соединительнотканной оболочки. Это подтверждается также тем фактом, что в гибнущих фолликулах, у которых еще не развита эта оболочка, жидкость отсутствует. В атретических фолликулах с развитой *th. interna* и отсутствующей гранулезой жидкость имеется в большом количестве.

Мы произвели ряд измерений ядер клеток фолликулярного эпителия и ядер интерстициальных клеток (рис. 55). В результате этой работы мы видим подтверждение вышеизложенных данных о том, что в зрелых фолликулах вариационная кривая величин ядер принимает резко выраженный эксцессивный характер, что, повидимому, связано с уменьшением интенсивности размножения клеток гранулезы. В зрелых фолликулах редко попадаются митозы. Вариационные кривые величин ядер текальных клеток и интерстициальных клеток имеют многовершинный характер.

Беременность у кролика продолжается 30 дней.

Ранние трубные стадии развития зародыша у кролика изучены лучше, чем у других млекопитающих. О. В. Красовская (1934—1936) и Н. А. Диомидова (1934) дают в своих исследованиях картину оплодотворения и первых стадий дробления яйца кролика вне организма. Эти же авторы разработали методику пересадки яиц от одной самки к другой и получили у экспериментальных животных приплод. В дальнейшем эта методика пересадок была усовершенствована А. В. Квасни-ким (1950).

О. В. Красовская отмечает, что дробление яиц у крольчи-

хи начинается через 18—20 часов после спаривания. Дробящиеся яйца попадают в матку через 70—75 часов. О процессе оплодотворения у кролика имеются данные в работах М. Я. Соловей (1945—1951) и И. И. Соколовской (1951—1953).

Девственные кролики

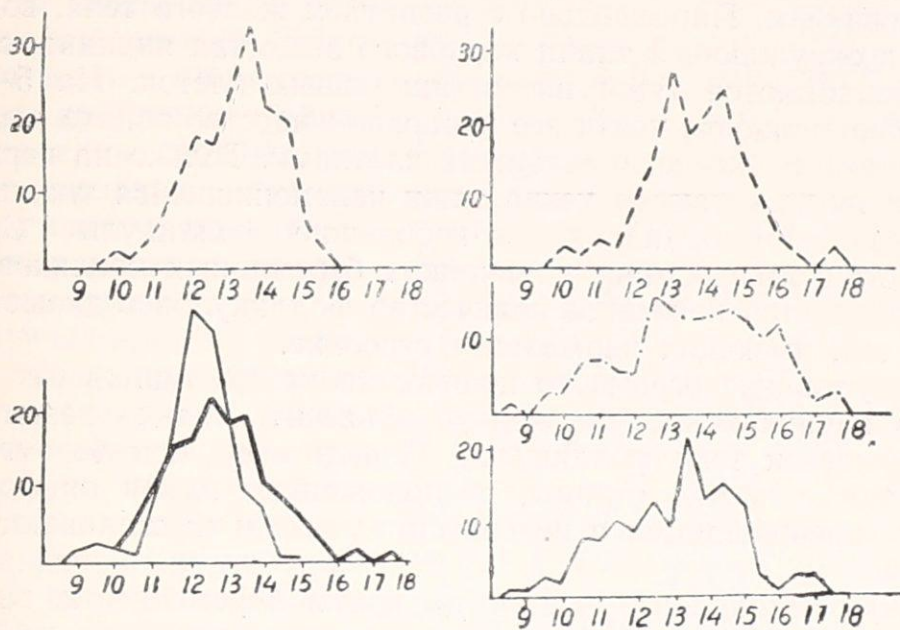


Рис. 55. Вариационные кривые величины ядер интерстициальных клеток (пунктир-точка) и текальных клеток (пунктир).

Мы коротко остановимся на наших наблюдениях, произведенных на серийных препаратах, где можно учесть размещение яиц в трубах.

У кроликов длина яйцеводов значительно колеблется в зависимости от возраста. У многорожавших самок они значительно длиннее, чем у молодых, просвет яйцеводов шире. После овуляции яйца быстро проходят абдоминальную часть яйцеводов, чему способствуют сократительные движения трубы.

Яйца в трубах распределяются на сравнительно небольших промежутках одно от другого. Уже через 26 часов после спаривания яйца находятся в маточном отрезке трубы, причем одновременно можно видеть, что они оплодотворены и находятся на различных, но близких стадиях дробления. Через 75 часов после спаривания дробящиеся яйца в стадии бластулы поступают в рога матки.

После овуляции в стенке овулировавшего фолликула клетки гранулезы начинают увеличиваться в объеме. Попадают фигуры деления. Клетки превращаются в типичные лютеиновые, причем на первой стадии образования желтого тела выделяются главным образом изменения, происходящие в фол-

ликулярном эпителии. Текальные клетки остаются на периферии образования. В период, когда в глубину образования проникают тяжи соединительной ткани и капилляры, на периферии желтого тела остаются только единичные клетки теки, превращающиеся в интерстициальные клетки. Таким образом, развитое желтое тело кролика является в основном эпителиальным образованием. Параллельно с развитием желтого тела, вокруг него, в окружающей ткани коркового вещества яичника, сильно разрастаются тяжи интерстициальных клеток. На 5—6-й день беременности почти все корковое вещество занято желтыми телами и интерстициальными клетками. Только на периферии яичника остаются узкие тяжи неизменившейся ткани, содержащей примордиальные и небольшие фолликулы. Среди интерстициальных масс в яичниках беременных кроликов все же попадает некоторое количество фолликулов с диаметром в 1,0 мм, имеющих нормальное строение.

Образование огромного количества интерстициальных клеток в яичниках кролика нельзя объяснить только развитием их из клеток теки фолликулов. Повидимому, при беременности многие клетки стромы, расположенные вдали от фолликулов, превращаются в интерстициальные и накапливают липиды.

Интерстициальные клетки во время беременности приобретают большое сходство с лютеиновыми клетками желтого тела, но они всегда несколько меньше последних и имеют более компактные ядра.

В результате измерения ядер интерстициальных и лютеиновых клеток мы получили вариационные кривые, представленные на рисунке 56.

Как видно из рисунка, ядра интерстициальных клеток по величине значительно меньше ядер лютеиновых клеток. Одновременно указанные вариационные кривые свидетельствуют о том, что при беременности ядра интерстициальных клеток несколько увеличиваются в объеме, так же как и сами клетки.

Ядра лютеиновых клеток в развивающемся желтом теле закономерно увеличиваются в объеме в течение развития желтого тела и дают типичные вариационные кривые.

Развитие ложного желтого тела у кроликов, покрытых вазэктомизованным самцом, протекает так же, как и желтого тела беременности.

Мы инъецировали кроликам внутривенно небольшую дозу пролана (5 МЕ) и одних самок покрывали нормальным самцом, других не покрывали. Животных убивали в различное время после инъекции, что давало возможность проследить различные этапы развития экспериментальных желтых тел и сравнить с соответствующими образованиями у нормальных кроликов.

Прежде всего следует отметить, что после введения пролана в яичниках часто наблюдались фолликулы, наполненные кровью, но многие фолликулы разрывались, и в яйцеводах можно было обнаружить оплодотворенные дробящиеся яйца. У кроликов, убитых на более поздних стадиях беременности, обнаруживались в рогах нормальные зародыши.

Изучая процесс развития экспериментальных желтых тел, мы также могли отметить, что гипертрофия фолликулярных клеток и их ядер у проланизированных кроликов происходит быстрее, чем это наблюдается у нормальных животных. Лютеиновые клетки в экспериментальных желтых телах содержат больше липоидов. Интерстициальные клетки гипертрофируются. Кроме того, на препаратах у подопытных животных более отчетливо выступает различие между образующимися клетками и клетками, бывшими в яичнике до овуляции. Последние меньше по размеру и имеют менее крупные ядра, чем молодые клетки.

Различие в динамике развития нормальных и экспериментальных желтых тел достаточно ясно

выступает при сравнении вариационных кривых величин ядер клеток, что видно из рисунка, где в качестве примера взяты желтые тела в возрасте 5 дней у животных нормаль-

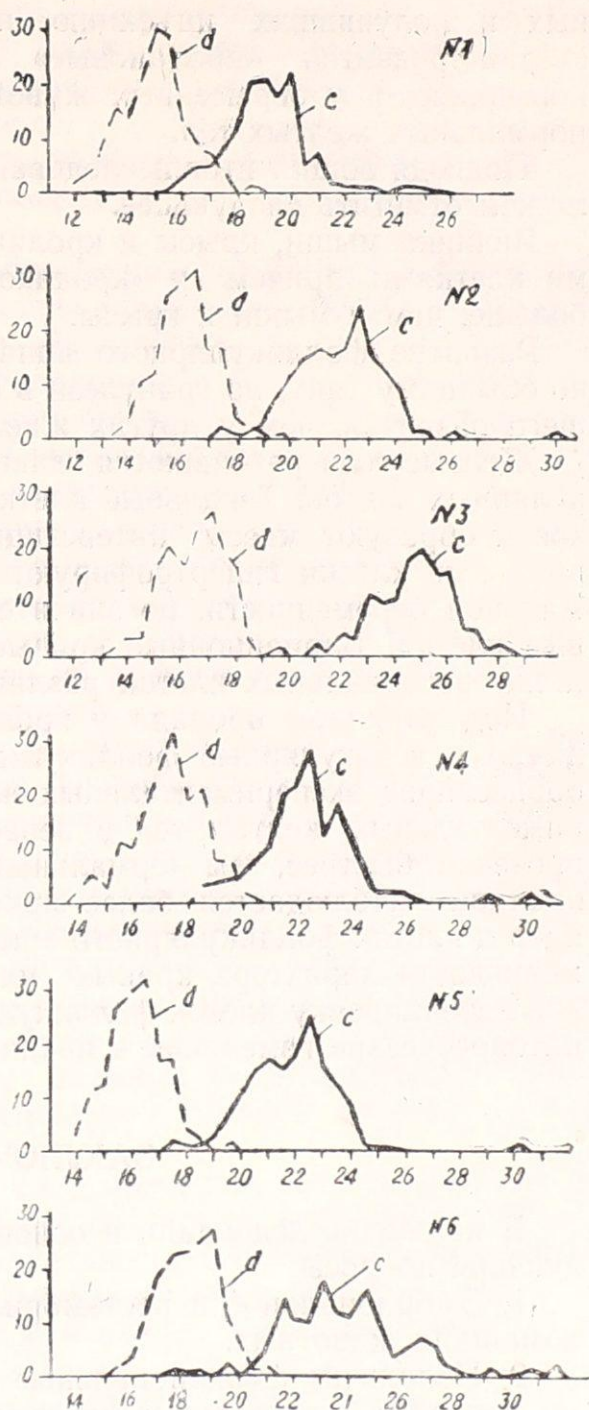


Рис. 56. Вариационные кривые величин ядер интерстициальных клеток (пунктир) и лютеиновых клеток (черта) из яичников кроликов: № 1—3 дня беременности, № 2—5 дней беременности, № 3—16 дней беременности, № 4—желтое тело 5 дней ложной беременности, № 5—желтое тело 5 дней нормальной беременности, № 6—экспериментальное желтое тело 5 дней.

ных и получивших инъекцию пролана. В более поздней стадии развития «пролановые» желтые тела развиваются нормально, и у беременных животных они не отличаются от нормальных желтых тел.

Подводя общий итог исследованиям яичников грызунов, мы можем отметить следующее.

Яичники мыши, крысы и кролика богаты интерстициальными клетками, причем у кроликов интерстициальных клеток больше, чем у мыши и крысы.

Развитие фолликулярного аппарата протекает у грызунов по обычному типу, но гранулеза в фолликулах достигает большего развития, чем у других животных.

Желтые тела развиваются главным образом за счет фолликулярных клеток. Текальные клетки остаются в строении яичников и образуют массы интерстициальных клеток. Интерстициальные клетки гипертрофируются во время ложной и нормальной беременности, но значительно меньше, чем лютеиновые клетки. Вариационные кривые величин ядер лютеиновых и интерстициальных клеток различны.

Под влиянием пролана у кроликов, в яичниках которых имеются везикулярные фолликулы, наблюдаются овуляция и образование экспериментальных желтых тел. Развитие экспериментальных желтых тел в первое время после инъекции протекает быстрее, чем нормальных желтых тел. Под влиянием пролана наблюдается более ярко выраженная гипертрофия ядер и клеток фолликулярного эпителия, что сказывается в изменчивости характера кривых их величин. Пролан изменяет дифференцировку клеток фолликулярного эпителия и вызывает патологические изменения в яичниках грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем исследовании в основном были разработаны следующие вопросы:

1. Эмбриональное и постэмбриональное развитие яичников домашних животных.

2. Изложены функциональные изменения в половой системе взрослых животных и приведены материалы о движении яиц в яйцеводах.

3. Представлены данные об изменениях в яичниках при беременности.

В указанном порядке мы и подводим суммарный итог исследованиям.

1. Развитие половых желез и половая дифференцировка начинается в раннем периоде эмбриональной жизни.

При развитии яичников в индифферентном половом зачатке выявляется образование яиц и формирование первичных

фолликулов в корковой зоне органа. Этот процесс интенсивно протекает в эмбриональной жизни, а также наблюдается после рождения. Образование первичных фолликулов может происходить и у взрослых животных.

Развитие и деятельность половых желез, формирование половых клеток связаны с общим развитием организма и условиями его жизни.

В обычных условиях образование первичных фолликулов в яичниках всех млекопитающих происходит сравнительно рано: в эмбриональном периоде. Дальнейшее развитие и превращение их в везикулярные фолликулы у одних животных совершается в постэмбриональном периоде, у других во второй половине утробной жизни. У исследованных грызунов и хищных везикулярные фолликулы появляются на 1-м месяце, а у свиньи на 2-м месяце после рождения, у овец везикулярные фолликулы обнаруживаются в конце последнего месяца утробной жизни, у коровы и лошади во второй половине утробной жизни.

Изменение условий жизни животных, в частности недостаточное питание, отражается на половой системе—наблюдается задержка развития фолликулов.

Развитие фолликулярного аппарата яичников идет параллельно с развитием нервов и кровеносных сосудов в организме. Нервы в области ворот яичника и в его мозговом веществе обнаруживаются сравнительно рано, но в корковое вещество яичников вступают позже, причем здесь они обнаруживаются у разных животных в различные периоды развития, а именно тогда, когда происходит развитие везикулярных фолликулов. Яичники эмбрионов сравнительно со взрослыми имеют меньше нервов, и, надо полагать, что в постэмбриональном периоде в яичники вступают новые нервные стволы, осуществляющие более полно связи с центральной нервной системой, регулирующей функцию органа.

В связи с наличием гонадотропинов, циркулирующих при беременности в материнском организме некоторых млекопитающих, в литературе высказано предположение, что эти гормоны ускоряют развитие фолликулярного аппарата в яичниках плода. Однако сравнительный анализ в этом направлении всего исследованного материала не дает предпосылок для положительного ответа. Так, везикулярные фолликулы появляются в яичниках в одном и том же периоде эмбриональной жизни у лошади и коровы, при этом известно, что у лошади при беременности в крови имеется гонадотропный гормон, у коровы же он не обнаруживается обычными методами исследования.

Морфологические данные о развитии фолликулярного аппарата у эмбрионов различных животных и сопоставление этих данных с данными о выделении гормона у беременных указывают, что гонады плода не являются источником той массы фолликулярного гормона, которая выделяется с мочой из орга-

низма матери. Фолликулин адсорбируется в гонадах плода (особенно лошади) интерстициальными клетками. Это, конечно, не исключает возможности, что половые железы плодов в какой-то мере функционируют как эндокринные железы.

2. В нашей работе представлены функциональные изменения, происходящие в половой системе домашних животных. Описано состояние полового аппарата у свиней, коров, овец в предтечковом периоде, во время течки и после нее. Приведены данные о строении яичников лошади, домашних хищных (кошки, собаки), а также лабораторных животных.

На общем фоне исследования были выявлены характерные особенности строения и функциональных изменений у каждого рассмотренного вида животных.

Обобщая материалы, подчеркнем особенности строения яичников, развитие в них фолликулов и желтых тел, а также генез интерстициальных клеток.

Развитие фолликулов, начиная от их примордиальной стадии до стадии зрелости, вызывает вследствие их роста характерную реакцию стромы коркового вещества, и уже в этом процессе выявляется ряд особенностей в строении яичников у разных видов животных.

Приведем наиболее яркие примеры: граафовы пузырьки в яичниках кролика, мыши, крысы охватываются сильно развитыми соединительнотканными оболочками, но, кроме этого, окружающая ткань на довольно значительном пространстве претерпевает изменения. Клеточные элементы соединительной ткани превращаются в типичные интерстициальные клетки, количество которых возрастает особенно сильно у кроликов в связи со сменой фолликулов и их атрезией.

У других животных, например у свиньи и у коровы, строма коркового слоя яичника дифференцируется, превращаясь в текальные клетки, главным образом вокруг фолликулов, причем в наружной зоне выделяются преимущественно волокнистые структуры. Благодаря этому дальнейшая дифференцировка текальных элементов и их превращение в интерстициальные клетки происходит в зоне между гранулезой и наружной оболочкой фолликула.

Дальнейшая судьба структурных перестроек в яичнике зависит от судьбы фолликула.

Гибель фолликулярного эпителия сопровождается разрастанием соединительнотканых элементов и образованием интерстициальных клеток. Последние у кролика, крысы и мыши сливаются с клетками стромы яичника. У свиньи и у коровы они остаются в пределах атретического фолликула, окруженные сильно разрастающейся наружной оболочкой.

В случае овуляции взаимоотношение соединительнотканых и эпителиальных элементов определяет структуру желтого тела. У вышеупомянутых грызунов развитые текальные

клетки, так же как при атрезии фолликула, образуют интерстициальную ткань, сливающуюся со стромой органа.

У свиньи и коровы текальные, т. е. интерстициальные, клетки вступают вместе с тяжами соединительной ткани и сосудами в развивающуюся лютеиновую ткань и здесь распределяются между гипертрофированными фолликулярными клетками.

На основании непосредственного наблюдения за развитием желтых тел, а также на основании изучения изменчивости клеток и их ядер, мы имеем возможность выделить различные «типы» строения желтых тел.

Первый тип — это «эпителиальный»; примером могут служить желтые тела кролика, мыши, крысы. В строение подобных желтых тел не входят текальные (тека-лютеиновые, интерстициальные) клетки.

Второй тип — «эпителиально-текальный»; примером подобных желтых тел могут служить желтые тела свиньи, коровы, овцы.

Между указанными формами имеются переходные формы. Текальные клетки врастают в образующееся желтое тело и располагаются в небольшом количестве вблизи соединительнотканых тяжей. Эти клетки выделяются в первое время существования желтого тела, но затем исчезают. Строение подобного желтого тела мы находим у лошадей.

На основании изучения процесса развития яичников в результате сравнительно-гистологических данных разрешается спорный вопрос об интерстициальных клетках.

Интерстициальные клетки происходят из соединительнотканых элементов яичника. Они обнаруживаются в яичниках всех животных, но имеют различное топографическое расположение. У одних животных (кролик, кошка) интерстициальные клетки хорошо выражены в строении органа, у других животных (свинья, корова) эти клетки имеются в стенке атретических фолликулов и входят в состав желтых тел.

Одновременно разрешается неясный вопрос о генезе и строении желтых тел. В связи с распределением интерстициальных клеток желтые тела у разных животных имеют различное строение. Лютеиновые клетки желтых тел происходят из фолликулярного эпителия граафовых пузырьков.

Ритм половой деятельности самки определяется процессами, протекающими в половой системе. Эти процессы регулируются организмом как целым, находящимся во взаимосвязи с окружающей средой. В настоящее время выявлен ряд факторов внешнего порядка, изменяющих половой ритм животного. Сюда прежде всего следует отнести питание, температуру окружающей среды, освещение. Внутренняя регуляция осуществляется нервной системой, имеющей непосредственную синаптическую и интерорецепторную связь с половой системой,

причем гуморальные раздражения входят как единое звено общей регуляции.

В обычных условиях у каждого вида животных развивается и созревает в течение овариального цикла более или менее определенное количество фолликулов. У коров, овец, лошадей обычно 1—2 фолликула, редко больше. У свиньи, приносящей большой приплод, количество развивающихся в яичниках фолликулов достигает 18—20 и больше. Зрелые фолликулы у разных видов животных имеют различную величину. Зрелые фолликулы у коровы имеют диаметр около 1,5—2 см, у лошади от 3 до 7 см, у свиньи 0,8—1,2 см, у овцы 0,7—0,8 см, у кошки 0,4 см; у кролика 0,3 см.

Одновременно можно отметить, что у молодых животных зрелые фолликулы обычно имеют несколько меньший размер, чем у многорожавших.

Нормальный рост фолликула выражается в увеличении объема пузырька за счет клеточных элементов и накопления жидкости. Величина фолликула и его структура служат критерием для определения степени его зрелости. Одновременно наши данные показывают, что характер изменчивости величин ядер клеток гранулезы может до некоторой степени демонстрировать динамику перестройки фолликула. В быстро растущем фолликуле измеренные ядра фолликулярного эпителия дают многовершинную вариационную кривую; в зрелых фолликулах эта кривая принимает резкий эксцесс. Указанные изменения в характере вариационной кривой величин ядер, несомненно, связаны с изменением интенсивности делений клеток.

Наблюдение над развитием фолликулов в яичниках крупных сельскохозяйственных животных позволило выяснить ряд вопросов, касающихся механизма овуляции.

Изучая при помощи прибора сопротивление стенки фолликула давлению извне, мы обратили внимание на то, что графовы пузырьки в межтечковом периоде и в первое время течки выдерживают довольно значительное давление (у свиньи 600—450 г, у коровы — 800—600 г). Но в определенный момент крупные фолликулы разрываются от небольшого давления или от соприкосновения.

Эти данные в сочетании с микроскопическим исследованием позволили уловить момент перестройки в стенке графова пузырька и выявить его «предовуляционную стадию», характеризующуюся сдвигом сосудистой оболочки фолликула, происходящим вследствие расширения ее кровеносных сосудов. Благодаря этому сдвигу происходит истончение стенки, и в ней определяется место разрыва пузырька. Одновременно было установлено, что атретические фолликулы и кисты яичника выдерживают давление гораздо большее, чем нормальные фолликулы, а это позволяет при вскрытии довольно просто выявить и различить указанные образования.

Представленные данные, конечно, не разрешают полностью вопрос о сложном механизме овуляции, но опровергают грубое представление о том, что разрыв фолликулов связан с чрезмерным растяжением их стенки накапливающейся жидкостью. Наши наблюдения показывают, что разрыв зрелых фолликулов связан с резкой гиперемией сосудов пузырька и является нервно-рефлекторным актом. В дальнейшем необходимо обратить внимание на изучение интерорецепции сосудов яичников.

Явления, происходящие в половой системе, могут быть правильно поняты только в свете учения И. П. Павлова о влиянии нервной системы в деятельности организма как целого.

У домашних животных — свиньи, коровы, овцы — овуляция совершается в период течки, причем в зоотехнии является недостаточно ясным вопрос о времени овуляции. Совершается ли она в середине или в конце охоты? Овулируют ли одновременно все фолликулы в яичниках, или этот процесс растягивается на некоторое время?

Анализ литературных данных и наши наблюдения говорят о том, что овуляция у свиней совершается во второй половине охоты, у коров — ближе к концу охоты. Однако сроки овуляции не могут быть точно определены без ректального исследования у коров, лошадей и подвержены значительным колебаниям, так же как и продолжительность охоты. Возраст животных и условия их содержания, упитанность, реактивность нервной системы и другие мало изученные факторы отражаются на изменении срока овуляции.

С этой точки зрения вопрос о «спонтанной» овуляции должен быть пересмотрен. Несомненно, близость самца и половое возбуждение отражаются в известной мере как на сроках овуляции, так и на ее течении. Это же относится к вопросу о длительности процесса овуляции. По нашим наблюдениям, основанным на изучении состояния фолликулов и желтых тел в яичниках, и данным о размещении яиц в трубах, овуляция совершается в течение сравнительно короткого времени. Это достаточно четко выявляется у молодых свиней после спаривания. Однако указанное совершенно не противоречит зоотехническим установкам о необходимости и эффективности двукратного покрытия животных или их осеменения.

После овуляции начинается гипертрофия клеток гранулезы и текальных клеток. Изучение вариационных кривых величин ядер упомянутых клеток позволяет выявить определенную закономерность в этом процессе. Так, у животных, имеющих «эпителиально-текальный тип» желтого тела, в первый момент после разрыва граафова пузырька начинается более резко выраженная гипертрофия ядер текальных клеток, а затем увеличиваются в объеме клетки и ядра гранулезы.

Изучение вариационных кривых величин ядер фолликулярного эпителия позволяет определить степень зрелости фолликула и уточнить в экспериментах время овуляции у животных, у которых нельзя применить ректальное исследование.

В развитом желтом теле измеренные ядра лютеиновых и текальных клеток образуют типичные, характерные для каждого вида клеток, вариационные кривые.

Во время течки у животных происходят сложные изменения во всем половом аппарате. Они выражаются не только в морфологических изменениях состояния слизистой яйцеводов, рогов матки и влагалища, но и в проявлении сократительной способности указанных органов.

Во время овуляции и в период передвижения яйцевых клеток по яйцеводам особое значение имеет характер сокращений яйцеводов.

Наши наблюдения за перемещением яиц в яйцеводах свиней, коров, кроликов показывают, что перемещение яиц в абдоминальной части труб совершается быстро, что может быть объяснено только особенностями сокращений труб. В маточном отделе труб совершается процесс дробления яиц, и в этом участке перемещение яиц происходит медленно, но, повидимому, тоже благодаря сократительной деятельности яйцеводов.

Время перемещения яиц в яйцеводах у разных животных варьирует: у свиньи яйца в яйцеводах обнаруживаются в течение 70—90 часов от начала хорошо выраженной охоты; у коров несколько дольше — в течение 96—100 часов после овуляции; у кроликов — в течение 70—75 часов после спаривания. В процессе перемещения яиц имеет значение перестройка слизистой яйцеводов. Во время течки происходит превращение мерцательного эпителия в железистый, причем секреция начинается в абдоминальном отделе яйцеводов и распространяется по направлению к рогам матки. Секрет, повидимому, способствует перемещению яиц в абдоминальной части труб и задерживает это перемещение в маточном отделе¹.

Сложные физиологические координации в деятельности яичников, сокращении труб и секреции слизистой еще не изучены. Их надо рассматривать в виде обусловленной теснейшей связи нервных и гуморальных факторов.

Изменения при беременности. На серийных препаратах, изготовленных из яйцеводов, свернутых в улитку, мы имели возможность дать картину размещения яиц в трубах и представить их ранние стадии дробления у свиньи, коровы и кролика. Оплодотворенные яйца попадают в рога матки, где происходит через некоторое время их имплантация. С этого пе-

¹ См. также нашу книгу: Оплодотворение и ранние стадии развития сельскохозяйственных животных, Крымиздат, 1954.

риода в организме происходит ряд сложных изменений, характерных для беременности.

Вышеприведенные материалы свидетельствуют, что динамика дифференцировки желтых тел беременности протекает иначе, чем динамика дифференцировки циклических желтых тел. Желтые тела беременности развиваются более продолжительное время. Так, например, у свиньи и коровы циклические желтые тела на 10-й день после овуляции представляются уже вполне сформированными образованиями, желтые же тела беременности у указанных животных заканчивают свое развитие у свиньи только к 25-му дню беременности, а у коровы несколько позже. Так как оба вида развитых желтых тел почти не отличаются по величине, то надо полагать, что развитие желтых тел беременности протекает медленнее, чем циклических желтых тел.

Отклонение в темпе развития, повидимому, наступает в период поступления дробящегося яйца в матку и находится в связи с имплантацией.

По строению и взаимоотношению клеточных элементов желтые тела беременности и циклические желтые тела на микроскопических препаратах не отличаются друг от друга.

В течение беременности в желтых телах происходят последовательные сложные изменения. Эти изменения довольно четко выступают при окраске препаратов на жиры и липоиды. Количество этих включений в клетках желтого тела значительно колеблется у разных видов животных. У некоторых животных (свинья, корова) нам удалось установить определенную закономерность в процессе накопления в клетках желтого тела жировых и липоидных включений (рис. 20, 43). Количественные колебания их идут параллельно с количественными колебаниями выделяемого с мочой фолликулярного гормона. Особенно ярко эта картина выражена у свиньи, имеющей в течение беременности «провальный период» в выделении фолликулина.

Нет никаких оснований полагать, что повышенное или пониженное выделение фолликулина непосредственно связано с функциональной деятельностью желтых тел. Установленный факт указывает только на определенную закономерность в колебании липоидного обмена в организме беременных, что отражается на состоянии желтых тел и выделении фолликулина.

Накопление липоидных гранул и жировых капель в протоплазме клеток желтого тела в известной мере отражается на величине лютеиновых клеток и их ядер. В течение беременности изменяется характер вариационных кривых величин ядер указанных клеток.

Наличие липоидных гранул и даже крупных жировых капель в лютеиновых клетках не дает основания говорить о жировом перерождении и гибели этих клеток, так как при этом ядро

клетки часто сохраняет нормальное строение и в следующей функциональной фазе жир может исчезнуть из протоплазмы клетки. При изучении процесса увядания желтого тела необходимо обращать внимание на состояние ядер клеток и учитывать в желтом теле общее количество гибнущих лютеиновых клеток (с пикнотически измененными ядрами) и степень разрастания соединительнотканых элементов. Гибель единичных лютеиновых клеток наблюдается в желтом теле во все фазы его развития. О дегенеративных изменениях и о процессе инволюции желтого тела можно говорить лишь в том случае, когда гибнущие клетки занимают большую зону образования.

У животных, в яичниках которых обычно наблюдается одновременно значительное количество желтых тел, все желтые тела беременности находятся в одной и той же фазе развития и имеют одинаковое микроскопическое строение.

Данные гистологического исследования показывают, что продолжительность существования желтых тел беременности различна у разных видов животных. У некоторых животных (кошка, кролик, свинья, овца) желтые тела сохраняют лютеиновую ткань до конца плодоношения. У других, как, например, у коровы, ясно выраженные регрессивные процессы в желтом теле начинаются на последнем месяце стельности. У лошади желтые тела пропадают очень рано, причем на 7-й неделе беременности наблюдается новая овуляция с образованием новых желтых тел, но последние к концу беременности тоже исчезают. Сравнительно быстрое исчезновение желтых тел не может быть объяснено относительно длительным периодом плодоношения. У некоторых млекопитающих (как, например, у дельфина, беременность которого длится 10 месяцев) желтое тело хорошо сохраняет лютеиновую ткань и в первые дни после родов.

В результате сопоставления этих данных мы одновременно видим, что желтые тела беременности быстро подвергаются регрессивным изменениям у животных, в крови которых обнаруживается при беременности избыток гонадотропного гормона (лошадь, ослица).

В отношении фолликулярного аппарата наши данные показывают, что во время беременности рост фолликулов не прекращается, но они никогда не достигают предельного зрелого размера и обычно подвергаются атрезии.

Процесс развития фолликулов в яичниках беременных животных совершается так же, как и в яичниках небеременных. Микроскопическое исследование показывает, что гранулеза растущего фолликула претерпевает ряд последовательных изменений, которые выявляются при изучении характера изменчивости величин ядер, причем зачастую более крупные фолликулы хотя и не достигают предельного размера, но могут на основании своей структуры быть отнесены к зрелым

образованиям. Они не вступают в «предовуляционную фазу» и не овулируют.

Это вполне согласуется с данными, полученными при изучении сопротивляемости стенки фолликула давлению извне. Так, в яичниках свиней фолликулы с диаметром в 0,5 см, имеющие нормальное строение, выдерживают давление, равное 350—400 г; фолликулы коров с диаметром в 1,0 см выдерживают давление в 700—800 г. Фолликулы, подвергнувшиеся атрезии, выдерживают значительно большее давление.

При изучении сравнительных данных отчетливо выступает ряд специфических особенностей для каждого вида животных. Эти особенности выявляются в темпе развития фолликулов и в известной мере соответствуют тому характеру, который свойственен половой цикличности данного вида. Так, например, на любой стадии беременности у свиньи в обоих яичниках имеющиеся везикулярные фолликулы варьируют в величине меньше, чем у коровы и овцы, у которых, главным образом в одном из яичников, наблюдаются одновременно крупные фолликулы и группа фолликулов средних и маленьких размеров.

Процесс атрезии фолликулов протекает при беременности по обычному типу, причем и в этом случае тоже наступают характерные видовые особенности. У некоторых животных (кролик, кошка) вокруг растущих и атрезизирующихся фолликулов большие участки стромы превращаются в массы интерстициальных клеток. У других животных (корова, овца, свинья) интерстициальные клетки происходят из *th. internae* и остаются в пределах данного фолликула.

У свиньи, овцы, коровы не удается выявить в течение беременности каких-либо более ярко выраженных периодов усиленного роста фолликулов или их атрезии. Эти данные указывают, что нет никаких оснований предполагать, что повышенное образование фолликулина и его выделение у беременных связано с инкреторной деятельностью фолликулярного аппарата яичников.

Из рассмотренных животных исключение составляют лошадиные, у которых при беременности, в период наибольшего содержания в крови гонадотропного гормона, в яичниках наблюдаются усиленный рост фолликулов и овуляция с образованием новых желтых тел. Этот факт нуждается для своего объяснения в специальном анализе особенностей и значения функции плаценты, выделяющей указанный гонадотропин.

Приведенные материалы о строении и функциональных изменениях половой системы животных, как нам кажется, могут помочь дальнейшим исследованиям по физиологии размножения, необходимость которых диктуется практикой животноводства.

ЛИТЕРАТУРА

- Агейченко Е., 1933. Сборник «Основы возрастной морфологии». Медгиз.
- Акатов В. А., 1949. Энуклеация ложных желтых тел яичников в борьбе с яловостью крупного рогатого скота. «Ветеринария», № 9.
- Алиханов А. А., 1950. К вопросу о циклических изменениях в яичниках овцы. Диссертация, Махач-Кала.
- Бабенко Е. Н., 1951. Сократительная функция матки. Диссертация, Львов.
- Барон М. А., 1949. Реактивные структуры внутренних оболочек. Медгиз.
- Барулин К. И., 1937. Половые гормоны и методы диагностики беременности. Сельхозгиз.
- Баяндуров Б. И., 1949. Трофическая функция головного мозга. Медгиз.
- Белов Н. А., 1911. Желтое тело в экономии женского организма. Диссертация, Харьков.
- Беляев Е. И., 1939. Дифференцировка ганглиев влагалища и матки человека в постфетальном развитии. Иркутск. Он же, 1941. Современное состояние вопроса об иннервации матки и влагалища. «Акуш. и гинек.», № 2.
- Бесхлебнов А. В., 1952. Яловость крупного рогатого скота и борьба с ней. Сельхозгиз.
- Бубес Р. И., 1950. Мерцательный эпителий фаллопиевой трубы и его деятельность. Диссертация, Ростов.
- Быков К. М., 1948. Опыт изучения периодических изменений физиологических функций в организме. АМН, Москва.
- Боголюбский С. И., 1949. Влияние на постэмбриональное развитие животных измененного эмбрионального питания. Труды Пушкинской научно-исследовательской лабор. разведения, Ленинград.
- Волосков П., 1950. Как предупредить яловость у коров. Сельхозгиз.
- Гамбашидзе С. К., 1951. Материалы к физиологии интерорецепторов половой сферы. Тбилиси.
- Гармашова Н. А., 1950. О нервных и гормональных трофических воздействиях на матку. Сборн. АМН «Вопросы акушерства и гинекологии».
- Герасимова А. А., 1938. Продолжительность охоты и время овуляции у коров. «Проблемы животноводства», № 12.
- Герасимова А. А., Потапова Н. Г., Соловей М. Я. и Хватов Б. П., 1940. Оплодотворение, дробление и движение яйца в яйцеводе коров. Док. ВАСХНИЛ, в. 13, и Он же, 1941, «Бюлл. экспер. биол. и мед.», т. XI, в. 1.
- Глазунов М. Ф., 1954. Опухоли яичников. Медгиз.

- Гольдберг М. В., 1935. Сравнительная физиологическая активность различных препаратов стимуляторов половых желез. «Проблемы зоотехн. и exper. эндокринологии», т. 2.
- Губаревич Я. Г., 1949. Акушерство мелких животных. Сельхозгиз.
- Дайнеко Л., 1936. «Бюлл. exper. биол. и мед.», т. 2, № 6.
- Диомидова Н. А. и Кузнецова Н. А., 1935. Осеменение яиц кролика. «Биологич. журн.», т. 4, в. 2.
- Долго-Сабурова Е. Д., 1948. Труды Военно-морской мед. акад., т. 11.
- Животков Х. И., 1952. Основы осеменения лошадей. Сельхозгиз.
- Жигалов С. П., 1950. «Успехи совр. биологии», т. 30, в. 1.
- Завадовский Б. М., 1945. Управление процессами размножения. Сельхозгиз.
- Завадовский М. М., 1945. Резервы животноводства. Изд. МГУ, Москва.
- Захваткин А. А., 1949. Сравнительная эмбриология. Советская наука.
- Иванов Ю. О., 1925. К вопросу о мышцах матки крупного рогатого скота (анатомическое исследование). Труды Сибир. ветер. и-та, в. VI.
- Кан К. З., 1937. Новые литературные данные по вопросу о гистофизиологической корреляции между гипофизом и гонадами. Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XVI, в. 1.
- Камерон А. Г., 1948. Достижения современной эндокринологии. (Перев.) Изд. иностр. литер., Москва.
- Калантарова Е. К., 1950. Современное состояние учения о желтом теле и метаболизме его гормонов. Новости мед. АМН, в. 16.
- Она же, 1949. «Успехи сов. биологии», т. 27, в. 3.
- Кардымович М. К., 1935. Половой цикл овцы. Искусственное осеменение. Итоги совещания, Сельхозгиз.
- Квасницкий А. В., 1950. Новое в физиологии размножения животных. Сельхозгиз.
- Кедров В. К., 1949. Вопросы воспроизводительной способности коров. Труды ВИЖ'а, т. XVII, 1952. «Советская зоотех.», № 7.
- Клер Р. О., Залликер С. Г., 1937. Сборник работ по размножению лисицы. Международная книга, Москва.
- Колосов Н. Г., 1948. К морфологии двойной иннервации некоторых органов. Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, т. 28, в. 1.
- Красовская О. В., 1934. Оплодотворение яиц кролика. Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, т. XIII, в. 2.
- Кудрявцев П. Н., 1948. Племенное дело в свиноводстве. Сельхозгиз.
- Кузнецов М. П., 1952. Основы искусственного осеменения овец и повышение жизнеспособности получаемого потомства. Труды ВИЖ'а, т. XX. Сельхозгиз.
- Кузнецов Н. Н. и Хватов Б. П., 1935. О микроскопическом строении и возрастных изменениях периметрия женщины. «Гинек. и акуш.», № 4. Она же, 1938. Об изменениях периметрия у женщин при беременности. «Гинек. и акуш.», № 2.
- Кулагин Н. М., 1928. Гистологическое строение яичников зубров. Труды н.-и. и-та зоологии, т. 2, в. 2.
- Куликов, 1930. Труды IV Всесоюзного съезда зоологов, анатомов и гистологов, Москва.
- Кушнир М. Г. и Селецкий С. А., 1925. К вопросу об изменениях яичников при беременности. «Акуш. и гинек.», т. 36, в. 5.
- Лаврентьев Б. И., 1948. Морфология чувствительной иннервации внутренних органов.
- Лавров К. А., 1941. Концевые отделы периферической нервной системы. Ростов.
- Лазаренко Ф. М., 1941. Труды Чкаловского сельскохозяйственного и-та, т. 1.

- Лепешинская О. Б., 1945—1950. Происхождение клеток из живого вещества и роль живого вещества в организме. АМН.
- Лопырин А. И., 1938. Многоплодие овец. Сельхозгиз. 1953. Повышение плодовитости овец и коз. Сельхозгиз.
- Лотис В. М., 1950. Интерорецепция матки. «Новости мед.», № 16; 1949. «Акуш. и гинек.», № 6.
- Ляховецкий А. М. и Хватов Б. П., 1937. О влиянии гонадостимуляторов на приживление трансплантатов половых желез. «Бюлл. экспер. биол. и мед.», т. IV, в. 1.
- Маховко В. В., 1949. Продвижение сперматозоидов к яйцу и роль секретов полового аппарата при оплодотворении. Сб.: Борьба с бесплодием с.-х. животных.
- Милованов В. К., 1940. Искусственное осеменение сельскохозяйственных животных. Сельхозгиз. Он же, 1952. Способы повышения жизнеспособности сельскохозяйственных животных. «Достижения науки и передового опыта», № 9.
- Михаловский И. О., 1913. Материалы к учению о тельцах Калл-Экснера. Диссертация, Москва.
- Мирская Л. М., 1935. Искусственное осеменение с.-х. животных. Итоги первого совещания.
- Мирская Л. М. и Зальцман А. А., 1935. Охота и овуляция у лошади. «Успехи зоотехн. наук», т. I, в. 1.
- Могилев М. В., 1939. Эстрогенный инкрет яичника и гонадотропные гормоны беременных. Ленинград.
- Немилов А. В., 1938. Эндокринология. Сельхозгиз, 1940. «Успехи соврем. биологии», т. 12, в. 1.
- Ожин Ф. В., Родин И. И., Смирнов-Угрюмов, 1950. Искусственное осеменение коров. Сельхозгиз.
- Окинчиц Л. Л., 1909. Роль яичника в организме. «Русский врач», № 11 и 14; 1936, «Акуш. и гинек.».
- Павлов И. П., 1940. О трофической иннервации. Полное собрание трудов, 1 изд. АН СССР.
- Павленко С. М., 1938. Яичники (материалы по физиологии). Диссертация, 1936. «Успехи современной биологии», № 5.
- Паршутин Г. В. и Скаткин П. Н., 1953. Искусственное осеменение и случка лошадей. Сельхозгиз.
- Педченко А. И., 1948. Физиология и патология сократительной способности матки. Медгиз.
- Писемский Г. Ф., 1904. К вопросу об иннервации матки. Диссертация, Киев.
- Половцева В. В. и др., 1937. Причины яловости овец и меры борьбы с ней. Изд. ВАСХНИЛ.
- Разумовский О., 1881. О нервах слизистой оболочки беременной матки у млекопитающих. Диссертация, СПб.
- Ржевуцкая О. П., 1950. Эмбриональное развитие и возрастные изменения яйцеводов коров. Труды Ставропольского с.-х. и-та, в. 5.
- Родин И. М., 1938. Искусственное осеменение и случка свиней. Сельхозгиз.
- Рождественская А. М., 1947. О транспорте яйца в матку. Ленинград.
- Светозаров Е. и Штрайх Г., 1940. Успехи современной биологии, т. 12, в. 1.
- Сердюков М. Г., 1924. К вопросу о функциональной связи между железистой частью яичника и корой надпочечника. Москва. Он же, 1925. «Акуш. и женские болезни», № 2.
- Синицин Д. А., 1916. К вопросу о нервных окончаниях в матке и влагалище. Диссертация, Казань.
- Скробанский К. К., 1901. К вопросу о заживлении некоторых ранений яичника. Диссертация, СПб.

- Смирнова Е. И., 1950. Сравнительная характеристика нормального и ановуляторного половых циклов. Диссертация, Москва.
- Соколовская И. И., 1951. Сб. Новое в размножении с.-х. животных. Она же, 1952. Оплодотворение сельскохозяйственных животных в свете мичуринского учения. Труды ВИЖ'а, т. XX.
- Соловей М. Я., 1945. Сб. Искусственное осеменение с.-х. животных, т. II, Она же, 1951. Сб.: Новое в размножении с.-х. животных.
- Соловей М. Я. и Герасимова А. А., 1945. Сб.: Искусственное осеменение с.-х. животных, т. 2.
- Старков И. Д., 1937, «Успехи зоотехн. наук», т. 3, в. 3, 1937, Физиология размножения и искусственное размножение лисиц и песцов. Внешторг, Москва.
- Студенцов А. П., 1950. Диагностика беременности и бесплодия сельскохозяйственных животных, Сельхозгиз. 1948. Он же. Сб.: Борьба с бесплодием с.-х. животных, Сельхозгиз.
- Студенцова Т. Л., 1949. 1) Интрамуральная нервная система матки коровы. 2) Возрастные особенности маточно-вагинального сплетения коровы. Ученые записки Казанского вет. и-та, т. 56.
- Тарасевич А. Ю., 1938. Бесплодие с.-х. животных. Сельхозгиз.
- Теодор Л. Б., 1938. Ауто трансплантация яичника в переднюю камеру глаза. Диссертация, Ростов.
- Техвер Г., 1946. Морфологические исследования об овариальных фолликулах домашних млекопитающих, Тарту.
- Техвер Ю. Т., 1953. Размножение сельскохозяйственных животных. Таллин.
- Тимофеев А. И., 1913. О развитии желтого тела яичника человека. Диссертация, Казань.
- Хватов Б. П., 1954. Оплодотворение и ранние стадии развития зародышей сельскохозяйственных животных. Крымиздат. Он же, 1939. Некоторые данные о механизме овуляции. «Акуш. и гинек.», № 6. Он же, 1953. Расположение яиц в яйцеводах млекопитающих. Труды Крымского мед. и-та, т. XV. Он же, 1950. Материалы по развитию нервов яичников. Труды Крымского мед. и-та, т. XIV. Он же, 1940. Половой цикл коров. Док. ВАСХНИЛ, в. 14.
- Хватов Б. П. и Кузнецов Н. Н., 1937: О строении серозной оболочки матки коровы и об изменениях в ней при беременности. «Успехи зоотехн. наук», т. 1. 1938. Об изменении серозной оболочки матки свиньи при беременности. Док. ВАСХНИЛ, в. 11.
- Хлопин Н. Г., 1946. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. АМН.
- Хрущев Г. К., Диомидова Н. А., 1937. Эпителий яичников взрослых млекопитающих в тканевых культурах. Биологический журнал, т. 6.
- Царапкин Р., 1935. Труды 1 гистологической конференции. Он же, 1948. «Успехи современной биологии», т. 24, № 1. Гистофизиология полового цикла (диссерт. 1 МГМИ, Москва).
- Цондек Б., 1938. Гормоны яичника и передней доли гипофиза. Сельхозгиз (перевод).
- Часовников Н., 1923. О строении, природе и происхождении интерстициальных клеток яичника. Томск.
- Шмейль А. Ю., 1943. Гиперпластические изменения слизистой оболочки фаллопиевых труб. Медгиз.
- Шмидт Г. А., 1951—1953. Эмбриология животных. Сов. наука, Москва.
- Штамлер С. М., 1935. «Проблемы зоотехн. и экспер. эндокрин.», т. 2. Он же, 1937. Обмен половых гормонов в организме. Диссертация, ВИЖ, Москва.
- Эскин И. А., 1936. «Бюллет. эксперимент. биолог. и медиц.», т. 1, в. 4. Он же, 1946. «Успехи современной биологии», т. 22, в. 3.

* * *

- Aimé P. 1907. Arch. de soolog. experiment. T. 7.
Akagy I. 1921. Frankf. Z. Path., 26.
Allen E. 1934. Sex and internal secretions.
Asdell S. A. 1950. Reproduction. Annual review of physiology, V.12.
Bourg. 1935. Arch. de Biol., 46, t. 1.
Casida L. 1935, Anat. Rec., № 4.
Cohn F. 1903. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 62; 1909. Arch. f. Gynäkol Bd. 87.
Cole H. and Hart G. 1930. Am. J. Physiol. 94; 1933. Anat. Rec. V. 56, № 3.
Corner G. 1915. Carnegie Inst. of Washington. Publ. № 222; 1917. Anat. Rec., V. 13.; 1921. Johns Hopkins Hospital Bull. V. 32.; 1921. Cornegie Inst. of Washington, Publ. № 276; 1928. Am. J. Physiol., 86.
Evans and Long, 1921. Anat. Rec. V. 21; 1922. Anat. Rec. V. 23.
Hammond I. 1925. Reproduction in the Rabbit, Edinburgh. 1927. The physiology of Reproduction in the cow. Cambridge.
Heitz F. 1906. Über den Bau Kalbsovarien. Diss. Berlin.
Kaufmann G. 1922. Über den Bau der Keimdrüsen von Rinderzwichen, Diss. Zürich.
Käppeli. 1908. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Ovarien wildlebenden und gezähnten wiederkäuern und Schweinen. Berlin.
Kavacs G. 1933. A sagatest fejlődese. Allategészsegügy. Budapest.
Kitajima H. 1934. Ber. u. d. ges. Biol. Abt. A. 1936. B. 36.
Kupfer M. 1920. Beitrag zur Morphologie der weiblichen Geschlechtsorgane bei den Säugetieren. Vierteljahr der Naturgesch. Zürich; 1928. Dep. Agric. Un. South. Africa. 13.
Loeb L. 1906. Anat. Anzeiger.; 1909. Über die Bedeutung des Corpus luteum. Zschr. f. Allg. Pathol.
Marschall F. 1903. Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 196; 1922. The Physiologie of Reproduction. London.
Mekenzie F. 1926. Missouri Agric. Exp. St. Res. Bull. 86.
Mansuyama. 1933. Jap. J. Med. Science. (Anatomy).
Nagel W. 1896. Die Weibliche Geschlechtsorgane. Jena.
Quinlan J. and Maré G. S. 1931. 17 th. Report Director. Vet. Serv. and Anim. Ind. Un. South. Africa.
Seiferfe E. 1936. Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 25.
Seitz. 1913. Innere Sekretion und Schwangerschaft. Leipzig.
Sobotta I. 1896. Arch. f. mikr Anat. Bd. 47; 1898. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklung. Bd. 8, und 1901. Bd. 10; 1906. Anat. Hefte, Bd. 40, № 2.
Togari C. 1927. Jap. J. Med. Science. Anatomy, Vol. 11, № 1.
Wallart. 1934. Bull. Histol. appl., Bd. 11.

Хватов Борис Павлович

„СТРОЕНИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ САМОК ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ“

Редактор Е. Козьмина.
Технический редактор А. Ефет.
Корректоры В. Юневич, Д. Заславская

БЯ 18099. Объем: 11 п. л. 11,06 уч.-изд. л., 10,88 авт. л. В одном печатном листе 40218 знаков. Формат бумаги 60×92¹/₁₆. Тираж 2000 экз. Сдано в производство 18/VIII-1955 г. Подписано к печати 22/IX-1955 г. Типолиитография, г. Симферополь, ул. Кирова, 23. Заказ № 2695. Цена 5 р. 50 к.

Ин. Гос. Б-р
Научная

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
23	15 сверху	обнаружила	обнаружил
50	18 сверху	спаслись	спались
88	11 сверху	1—2 лет	1 ¹ / ₂ —2 лет

Проф. Б. П. Хватов. „Строение и физиологические изменения
половой системы самок домашних животных“

105
Цена 5 р. 50 к.

60441

g II 47069